E. Küster

Pathologische Pflanzenanatomie

Zweite Auflage



Jena, Verlag von Gustav Fischer



Pathologische Pflanzenanatomie.

In ihren Grundzügen

dargestellt von

Dr. Ernst Küster,
Professor der Botanik an der Universität zu Bonn a. Rh.

Mit 209 Abbildungen im Text.

Zweite völlig umgearbeitete Auflage.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.
1916.

Vorwort zur zweiten Auflage.

Die neue Auflage ist durch vollständige Umarbeitung aus der ersten hervorgegangen; nur wenige Seiten der früheren Auflage sind nach geringen Korrekturen in die zweite aufgenommen worden, — alles übrige stellt eine Neubearbeitung des Stoffes dar. Es hat sich bei dieser nicht nur um Berichtigungen und Ergänzungen des in der ersten Auflage Gebotenen gehandelt, wie sie die in den letzten 12 Jahren gewonnenen Fortschritte unserer Kenntnisse von der pathologischen Anatomie der Pflanzen nötig machten, sondern gleichzeitig um eine Neuordnung des gesamten Materials. Von der Kritik ist gelegentlich gerügt worden, daß die Besprechung der Wundgewebe, der Gallen u. a. an verschiedenen Teilen des Buches zu suchen war, je nachdem ob es sich bei diesen um hypertrophische oder hyperplastische Reaktionen des Pflanzenkörpers handelte. Diesen und manchen anderen Übelständen glaubte ich mit der im vorliegenden Buche gegebenen Einteilung abhelfen zu können: sein spezieller Teil behandelt der Reihe nach die wichtigsten Krankheitsbilder der Pflanzen, soweit sie den Anatomen interessieren; der allgemeine behandelt nach histogenetischen, entwicklungsmechanischen und ökologischen Gesichtspunkten die im speziellen Teil bereits geschilderten Gewebeanomalien und gleichzeitig noch viele andere Befunde, namentlich solche, die im Laboratoriumsversuch zu erzielen gewesen sind.

Der Fortschritt unseres Wissens erklärt es, daß der Umfang der neuen Auflage — trotz dem Streben des Verfassers nach Kürze — gegenüber der ersten nicht unerheblich zugenommen hat. Um Raum zu sparen, wurde auf die Schilderung mancher Einzelheiten, welche die erste Auflage noch behandelt hatte, verzichtet; die Literaturnachweise wurden hier und da eingeschränkt; eine Reihe von Abbildungen, die entbehrlich schienen, wurde kassiert. Dem Thema entsprechend habe ich mich auch dieses Mal auf die Behandlung der anatomischen Befunde beschränkt und bin auf die Morphologie, deren Erörterung manche Leser des Buches vermißt zu haben scheinen, nur mit ganz kurzen Hinweisen eingegangen.

Die Zahl der Textabbildungen ist von 121 auf 209 gestiegen. Ungefähr 80 von diesen sind bereits aus der ersten Auflage bekannt. Die den Werken anderer Autoren entnommenen Figuren teilen in der Legende den Namen des Autors mit; diejenigen, die einen Autornamen vermissen lassen, sind nach eigenen Zeichnungen und Photographien hergestellt

worden — sie sind zum Teil bereits in der ersten Auflage, zum Teil in anderen Arbeiten des unterzeichneten Verfassers — namentlich in dem bei S. Hirzel erschienenen Gallenwerk — veröffentlicht worden; über 30 Figuren schließlich werden hier zum ersten Male reproduziert.

Bereits vor Ausbruch des Krieges war das Manuskript der neuen Auflage nahezu fertig gestellt; der Krieg hat die Vollendung des Manuskriptes und die Drucklegung des Buches wesentlich verzögert. Meinem Verleger, Herrn Dr. Gustav Fischer, bin ich für sein freundliches Entgegenkommen, mit dem er mich bei allen Fragen der Buchausstattung und Drucklegung auch dieses Mal unterstützt hat, sehr zu Dank verpflichtet, namentlich auch dafür, daß er trotz den Schwierigkeiten, die die Kriegszeit mit sich brachte, einen regelmäßigen Fortgang des Druckes ermöglicht hat. Meiner Frau habe ich für die mannigfaltige Unterstützung bei vielen Vorarbeiten und bei der Korrektur des Satzes zu danken.

Bonn, September 1915.

E. Küster.

Inhaltsverzeichnis.

Spezieller Teil.

Seite

Allgemeiner Teil.



Einleitung.

Aufgabe der pathologischen Pflanzenanatomie ist die Erforschung derjenigen Strukturen des Pflanzenkörpers, welche als abnorm oder als pathologisch bezeichnet werden. Der scharfen Umgrenzung dieses Arbeitsgebietes stehen große, ja unüberwindliche Schwierigkeiten im Wege.

Abnorm ist alles, was der Norm nicht entspricht; als Norm pflegen wir das aufzufassen, was in der Mehrzahl aller Fälle zutrifft.

Vergleichen wir die Blätter eines Zweiges miteinander, so bestätigt sich, daß keines dem anderen gleicht; ja selbst bei Durchsicht einer sehr großen Anzahl Blätter werden sich schwerlich zwei Exemplare finden, die miteinander in allen Punkten übereinstimmen. Je sorgfältiger wir messen, um so deutlicher wird sich zeigen, daß alle Exemplare eine andere Länge und Breite haben usw. und es wird unmöglich sein, ein Breiten- und Längenmaß zu nennen, welches mehreren der von uns untersuchten Blätter oder gar der Mehrzahl von ihnen zukommt. Trotzdem werden wir sie dem Sprachgebrauch folgend vielleicht alle als normal gestaltet bezeichnen dürfen. Das, was wir die Norm nennen, läßt sich offenbar weder hier noch in irgendeinem anderen Falle mit einer Ziffer für jedes Merkmal zum Ausdruck bringen, sondern nur durch ein Ziffernpaar, d. h. durch die Angabe von zwei Grenzwerten, zwischen welche alle der Norm entsprechenden Werte liegen, und welche die Breite des Normalen zur Anschauung bringen. Was außerhalb der durch die Grenzwerte bestimmten Breite liegt, ist abnorm.

Diese Begriffserklärung genügt nun freilich keineswegs, um praktisch zu ermitteln, was als normal und was als abnorm zu bezeichnen ist. Es müßte eine überaus große Zahl von Individuen auf die Größe ihrer Organe, auf die Beziehungen der Organe zueinander, überhaupt auf alle ihre Eigenschaften genau geprüft werden, um für alle Eigenschaften die Mittelwerte zu finden; aber selbst wenn solche Messungen angestellt wären, bliebe die Frage, wie wir es mit der Breite des Normalen zu halten hätten, unbeantwortet, und ihre Festlegung dem Gutdünken, dem „Takt“ der einzelnen Beurteiler überlassen. Wenn wir allenthalben von der Norm und dem Normalen zu sprechen gewöhnt sind, entsprechen diesem Gebrauch durchaus nicht zuverlässige, auf dem Wege der Messung und Statistik gefundene Werte, vielmehr eine von uns gefaßte Idee der Qualitätenkombination, wie wir sie vielleicht in keinem einzigen der von der Natur gelieferten Fälle verwirklicht finden.

Neue Schwierigkeiten bringt das Wort pathologisch. Von Norm und Abnormem sprechen wir gegenüber Kristallen usw. mit gleichem Recht wie in der Lehre von den Organismen; von pathologischen Befunden kann

nur bei diesen die Rede sein. παθεῖν heißt leiden; pathologisch pflegen wir alle diejenigen Qualitäten der Tiere und Pflanzen zu nennen, durch welche eine dauernde oder vorübergehende Verminderung der Leistungsfähigkeit der Organismen oder ihrer Teile bedingt wird. Es ist hiernach klar, daß z. B. im Dunkeln erwachsene „etiolierte" Pflanzen schon deswegen als pathologische bezeichnet werden müssen, weil der Chlorophyllmangel sie unfähig zur Kohlenstoffassimilation macht, und daß die umfangreichen Geschwülste, welche tierische und pflanzliche Parasiten an vielen Gewächsen entstehen lassen, pathologische Veränderungen des Pflanzenkörpers bedeuten, weil ihre Bildung mit nicht geringem Stoffverlust für jenen verbunden ist. Um Stoffverlust — geringfügigen oder beträchtlichen — handelt es sich auch bei allen Wunden; Gewebeveränderungen, welche nach Verwundung eintreten, werden üblicherweise als pathologische eingeschätzt.

Eine befriedigende Umgrenzung des Gebietes des Pathologischen wird uns aber durch alle Erwägungen über Einbuße an Leistungsfähigkeit nicht ermöglicht. Zwei Schwierigkeiten stellen sich von vornherein in den Weg.

Die geforderte Verminderung der Leistungsfähigkeit könnte erst durch den Vergleich des pathologisch veränderten Objektes mit einem entsprechenden, unvermindert leistungsfähigen ermittelt werden; der Ermittlung der Werte aber, deren Summe als normale Leistungsfähigkeit einer Zelle, eines Organes oder Individuums anzusprechen wäre, stehen unüberwindliche Schwierigkeiten gegenüber; daß auch hier bei Einschätzung der Breite des Normalen nur das Gutdünken des einzelnen entscheiden könnte, ist klar. Bei der Beantwortung der Frage, ob irgendwelche beobachteten Veränderungen auf Grund ihrer Wirkungen auf die Leistungsfähigkeit der Zellen usw. als pathologische anzusprechen sind, werden wir in vielen Fällen auf Mutmaßungen und auf die Beurteilung dessen angewiesen sein, was die uns vorliegende Pflanze oder das in Rede stehende Organ ohne jene Beeinflussungen caeteris paribus vermutlich geleistet hätte.

Zweitens ist nicht zu übersehen, daß viele Schädigungen der Leistungsfähigkeit einer Pflanze herkömmlicherweise nicht als pathologisch, sondern als physiologisch bezeichnet und behandelt werden. Ich rechne hierher diejenigen Phänomene, die man als Alterserscheinungen zu bezeichnen und oft auch abzutun pflegt: die Vorgänge der Borkebildung, die Entstehung des Kernholzes, der Thyllen u. a. m., ferner solche, die sich am Ende einer Vegetationsperiode abspielen: der Tod, den die Annuellen im Herbst erfahren, und der durch die Ungunst äußerer Umstände bedingt wird, die Vernichtung, der die wachsenden Triebspitzen vieler perennierender Gewächse anheim fallen, wenn die Temperatur allzusehr sinkt, die Chlorophyllzerstörung, die dem Sommer- oder dem Herbstlaubfall vorausgeht, sind Vorgänge, die üblicherweise als physiologische bezeichnet werden: man spricht von physiologischem Stoffverlust, physiologischen Wunden, physiologischem Tode, von letzterem auch dann, wenn der Tod nicht naturnotwendig, d. h. allein durch die Veranlagung der ihm verfallenden Organismen oder Organe bedingt ist, sondern einer gewaltsamen Tötung durch die äußeren Umstände gleichzusetzen ist. Wenn wir das Vergilben der Blätter im Sommer und Herbst und manche andere Vorgänge als physiologisch zu bezeichnen uns gewöhnt haben, so kann der Grund dafür nur darin liegen, daß es sich bei ihnen um Phänomene handelt, die regelmäßig im Leben der Organismen und ihrer Generationen wiederkehren, d. h. die immer wieder hervorgerufen werden durch Einflüsse oder durch äußere Bedingungen, die

wir ihrer gesetzmäßigen periodischen Wiederkehr wegen nicht als abnorm bezeichnen wollen. Definitionsmäßig festlegen zu wollen, welche Einflüsse und äußeren Bedingungen noch als normal, welche anderen bereits als abnorm zu gelten haben, würde zu denselben Schwierigkeiten führen, auf die wir beim Gebrauch der Worte Norm und normal bereits gestoßen sind.

Immerhin lassen uns diese Erörterungen erkennen, daß bei der Unterscheidung zwischen normal und abnorm, wie sie gang und gäbe ist, auch kausale Erwägungen im Spiele sind: physiologisch nennen wir diejenigen Fälle von Verlust an Substanz und Leistungsfähigkeit, welche durch die für ein bestimmtes Klima, eine bestimmte geographische Lage usw., „normalen" äußeren Verhältnisse verursacht werden; dieselben oder manche ganz ähnliche Veränderungen am Pflanzenkörper nennen wir pathologische, wenn die sie veranlassenden Umstände zu anderer Zeit oder unter anderen Begleitumständen wirksam werden als gewöhnlich, oder wenn fremdartige äußere Agentien, die nichts mit den gesetzmäßig und naturnotwendig sich wiederholenden zu tun haben — Infektion durch Parasiten und ähnliches — sie hervorrufen. —

Die vorstehenden Erörterungen haben uns gelehrt, daß wir als abnorm oder als pathologisch vor allem diejenigen Erscheinungen bezeichnen, die bei vergleichend-morphologischer Betrachtung als besonders stark vom Durchschnitt abweichend uns auffallen, ferner diejenigen, durch welche — physiologisch und final betrachtet — eine deutliche Herabminderung der Leistungsfähigkeit der Pflanzen oder der Fähigkeit ihrer Teile zu „zweckmäßigem" Funktionieren herbeigeführt wird, schließlich alle diejenigen, welche durch ungewöhnliche äußere Verhältnisse — hier liegen kausale Erwägungen zu grunde — veranlaßt werden. Diese Art der Stoffumgrenzung beruht zum guten Teil auf Konvention und darf keinen Anspruch darauf erheben, eine natürliche und zwanglose Einteilung der an den Organismen wahrgenommenen Erscheinungen vorzubereiten. Eine Definition für das Abnorme oder das Pathologische kann aus ihr aber auch aus anderen Gründen nicht abgeleitet werden; denn diejenigen Befunde, die wir herkömmlich als normal bezeichnen, und jene anderen, welche dem wissenschaftlichen Brauche gemäß für unzweifelhaft abnorm oder pathologisch zu gelten haben, verbindet eine Fülle von solchen, deren Zuweisung zu diesen oder jenen dem Gutdünken überlassen bleibt.

Wir müssen daher darauf verzichten, an den Beginn unserer Erörterungen eine befriedigende Definition zu stellen und das Stoffgebiet, dessen Behandlung das vorliegende Buch zur Aufgabe hat, auch nur einigermaßen klar zu umreißen. —

Bisher haben wir ganz allgemein von dem gesprochen, was am Pflanzenkörper uns als abnorm oder als pathologisch auffallen kann.

Die pathologische Pflanzenanatomie hat es mit dem Studium der abnormen Strukturen der Pflanzenorgane zu tun. In diesem Arbeitsgebiet liegt allerdings die gesamte Pflanzenpathologie insofern inbegriffen, als jede pathologische Äußerung eines Organismus irgendwie mit pathologischen Strukturen seiner Teile sich verbindet, solche voraussetzt oder sie entstehen läßt —, vorausgesetzt, daß wir auch die unscheinbarsten Änderungen der feinsten Strukturen mitrechnen. Mit diesen freilich sollen die nachfolgenden Seiten sich nicht beschäftigen: auf ihnen wird durchweg nur von den groben und gröbsten Strukturänderungen der pflanzlichen Zellen und Gewebe die Rede sein. Diese Beschränkung entspricht dem schon im Titel zum Aus-

druck gebrachten Plan, die pathologische Pflanzenanatomie nur in ihren Grundzügen darzustellen: sie wird überdies uns durch den Stand unserer Kenntnisse von den Strukturen der pflanzlichen Elementarteile geboten, der eine zusammenfassende Behandlung der abnormen, der pathologischen Strukturen des Kernes, des Zytoplasmas, der Chromatophoren usw. als verfrüht erscheinen lassen muß. Demnach wird es lediglich unsere Aufgabe sein, vor allem Form und Differenzierung abnormer Gewebe, Größe und Gestalt der Zellen, die Beschaffenheit ihrer Membranen und andere leicht erkennbare Struktureigentümlichkeiten zu beschreiben und mit den entsprechenden Normalbefunden zu vergleichen und die abnormen Zellen- und Gewebearten auf ihre Entwicklungsgeschichte, ihre Entwicklungsmechanik und ihre funktionelle Bedeutung hin zu studieren.

Den umfangreichen Stoff wollen wir in der Weise zu gliedern versuchen, daß wir in einem „Speziellen Teil" die wichtigsten pathologischen Zellen- und Gewebeformen namentlich auf ihre histologischen und ontogenetischen Merkmale hin beschreiben und hiernach im „Allgemeinen Teil" zusammenfassend die Histogenese, Ätiologie und Ökologie der beschriebenen Gewebe diskutieren.

Der spezielle Teil soll uns den Gegenstand der Forschung vorführen, mit dem sich die pathologische Pflanzenanatomie befaßt: wir werden daher zunächst eine Beschreibung der wichtigsten Formen pathologischer oder abnormer Zellen und Gewebe zu geben haben und dabei diejenigen als die wichtigsten betrachten, die in der Natur die größte Verbreitung haben. Enzyklopädische Vollständigkeit ist bei diesem Bericht über die verschiedenartigen, bereits bekannten pathologischen Bildungen keineswegs angestrebt; vielmehr werden namentlich von denjenigen, die im Laboratorium durch extreme Bedingungen zu erzeugen sind, und die für die Charakteristik der in der Natur häufigen Krankheitsbilder belanglos oder minder wichtig sind, viele erst im allgemeinen Teil ihre Erwähnung finden.

Der spezielle Teil wird seine Aufgabe, über die wichtigsten, verbreitetsten und auffälligsten pathologisch-anatomischen Befunde übersichtlichen Bericht zu erstatten, zu lösen versuchen, indem er in vier Gruppen alle in Betracht kommenden Erscheinungen einordnet: die erste umfaßt die durch das gemeinsame Symptom der „Buntblätterigkeit" gekennzeichneten Krankheitsbilder (Panaschierung), die zweite beschäftigt sich mit den bei Verdunkelung eintretenden Symptomen (Etiolement), der dritte mit Gewebeveränderungen, die sämtlich durch starkes Wachstum und meist durch weitgehende Inhaltsverarmung der Zellen gekennzeichnet und durch abnorme Wasserfülle der Zellen hervorgerufen werden (hyperhydrische Gewebe), im vierten und fünften Abschnitt werden histologisch sehr heterogene Gewebeformen behandelt werden, einmal alle diejenigen, die durch dasselbe Mittel, durch Verwundung, hervorgerufen werden, und andererseits die biologisch gekennzeichnete Gruppe der durch Parasiten tierischer oder pflanzlicher Art hervorgerufenen Gallen.

Das wissenschaftliche Interesse, welches das Studium der pathologischen Gewebebildungen der Pflanzen gewährt, liegt zunächst in der Bekanntschaft mit neuen Formen und Strukturen, die es vermittelt. Die pathologische Pflanzenanatomie lehrt, daß der Formenschatz, den der Zellenstaat eines normal entwickelten Individuums repräsentiert, nicht alles das enthält, was die einer Spezies angehörigen Individuen zu entwickeln imstande sind, daß vielmehr in jedem Individuum noch eine Fülle von Ent-

wicklungsmöglichkeiten schlummert, die normalerweise nicht realisiert werden und die erst dann in Erscheinung treten, wenn bestimmte abnorme Bedingungen auf Zelle und Gewebe wirken. Es wird zu den Aufgaben der pathologischen Pflanzenanatomie gehören, die abnormen Formen und Strukturen nicht nur zu registrieren und entwicklungsgeschichtlich zu erforschen, sondern auch die kausalen Beziehungen zwischen inneren und äußeren Faktoren und den Reaktionen der Pflanzenkörper aufzudecken, so weit diese in der Produktion abnormer Gewebe bestehen.

Dieselben wissenschaftlichen Fragen, die bei der Erforschung normaler Zellen- und Gewebeformen gestellt zu werden pflegen, werden auch den Studienobjekten der pathologischen Pflanzenanatomie gegenüber am Platze sein. Wir werden daher ferner nach der funktionellen Bedeutung der pathologischen Gewebe, nach ihrem Wert für den Organismus zu fragen haben.

Nachdem der erste, spezielle Teil des vorliegenden Buches sich vorzugsweise mit der Aufzählung zahlreicher, weit verbreiteter, abnormer Gewebeformen beschäftigt hat, wird es die Aufgabe des zweiten, allgemeinen Teiles sein, die soeben angedeuteten allgemeinen Fragen in Kürze zu beantworten oder doch wenigstens zu diskutieren. Wir werden dabei nicht nur auf die im speziellen Teil beschriebenen Gewebeformen zurückzukommen haben, sondern auch Gelegenheit finden, noch manche in jenem nicht geschilderten Strukturanomalien kennen zu lernen, insbesondere solche, die in der Natur zwar nicht angetroffen werden, aber im Laboratorium experimentell erzeugt werden können.



Spezieller Teil.

1. Panaschierung.
2. Etiolement und verwandte Erscheinungen.
3. Hyperhydrische Gewebe.
4. Wundgewebe und Regeneration.
5. Gallen.



1. Panaschierung.

Von den Erscheinungen, welche die Gärtner und Züchter als Buntblätterigkeit zusammenzufassen pflegen, ist die der Panaschierung[1]) für den Pflanzenanatomen die ergiebigste.

Als panaschiert werden gewöhnlich diejenigen Pflanzen bezeichnet, deren Blattwerk nicht normal und völlig ergrünt ist, sondern neben normal grünen blasse Teile aufweist, ohne daß lokal wirkende äußere Einflüsse — Wunden, Pilze, Insektenstiche oder ähnliches — den Ort für die abnorme Chloroplastenentwicklung bestimmt hätten. Panaschierung zeigen vor allem die Laubsprosse und Laubblätter, seltener die Früchte. Die Chromatophoren der blassen Organteile sind entweder nur unvollkommen zur Entwicklung gelangt oder durch innere Faktoren wieder zur Rückbildung und Entfärbung gebracht worden.

Die blassen Teile der Pflanzen können hinsichtlich der Ausbildung ihres Chromatophorenapparates in verschiedenem Grade von den entsprechenden normal-grünen sich unterscheiden. Zuweilen ist der Farbunterschied zwischen diesen und jenen gering, da auch die blassen Teile noch beträchtliche Mengen Chlorophyll enthalten; z. B. wird *Acer negundo* in verschiedenen panaschierten Formen gezogen, bei welchen die blassen Anteile der Blätter deutlich grüngelb gefärbt sind, oder bei welchen die blassen Teile gelb werden und hie und da noch grüne Flecke — an den Blattzähnen oder an anderen Stellen — aufweisen. Panaschierte Pflanzen, deren blasse Teile gelb sind, werden von den Züchtern als „gelbbunte“ den „weißbunten“ gegenübergestellt, d. h. denjenigen, bei welchen neben normal grünen Teilen rein weiße oder doch nur sehr schwach gefärbte stehen[2]). Zwischen gelbgrün oder gelb und rein weiß vermitteln alle möglichen Schattierungen. Die Ausbildung der Chromatophoren entspricht der Mannigfaltigkeit der unmittelbar wahrnehmbaren Nuancen. In den

---

1) Zahlreiche Mitteilungen über die verschiedenen Formen, in welchen sich Panaschierung zeigen kann, z. B. bei LINDEMUTH, Üb. vegetative Bastarderzeugung durch Impfung (Landwirtsch. Jahrb. 1878, II. 6); Studien über die sogenannte Panaschüre und über einige begleitende Erscheinungen (ibid. 1907, **36**, 807); HASSACK, Unters. über d. anat. Bau bunter Laubbl. usw. (Bot. Zentralbl. 1886, **28**, 84); TIMPE, Beiträge zur Kenntnis der Panaschierung, Dissertation, Göttingen 1900; PANTANELLI, Über Albinismus im Pflanzenreich (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1905, **15**, 1); LÖHR, Die Panachüre (Bot. Zeitg. 1910, **68**, 41). — Den Bedürfnissen des Gärtners dient z. B. GÖSCHKE, Bunte Gehölze, Berlin 1900.

2) Vgl. auch PANTANELLI, a. a. O. 1905.

blassen Blattanteilen der panaschierten Form von *Iris pseudacorus* u. a. finden sich gelbgrüne Chromatophoren, die den normal grünen in Form und Größe fast völlig gleichen. Die rein weißen Teile anderer Gewächse beherbergen in ihren Zellen nur farblose Chromatophoren (Leukoplasten), und bei *Pandanus Veitchii* sind nach WINKLER auch solche nicht mehr nachweisbar[1]).

Weiterhin ist zu beachten, daß in den nämlichen Zellen die Färbung der Chromatophoren im Verlauf der Entwicklung eine wechselnde sein kann: bei manchen panaschierten *Tradescantia*-Arten können die jungen Blätter in allen Teilen völlig gleichmäßig grün gefärbt sein; allmählich erst macht sich der Unterschied zwischen grünen und blassen Teilen geltend, indem jene immer kräftiger sich färben, diese immer mehr verblassen und schließlich oft rein weiß werden. Auf den Grad der Entfärbung haben die äußeren Bedingungen weitgehenden Einfluß, und den Gärtnern ist bekannt, daß man an hellen Standorten besonders kontrastreiche Individuen erzielen kann. MOLISCH[2]) hat gezeigt, daß auch die Temperatur in manchen Fällen mitspricht: eine panaschierte Form von *Brassica oleracea acephala* bildet im Kalthaus bunte, im Warmhaus rein grüne Blätter.

Die Begriffserklärung, die oben für die panaschierten Pflanzen zu geben war, läßt bereits vermuten, daß recht ungleichartige Erscheinungen unter diesem der gärtnerischen Praxis geläufigen Ausdruck zusammengefaßt werden. Die Unterschiede sind in der Tat nach morphologischen, anatomischen, entwicklungsgeschichtlichen und ätiologischen Gesichtspunkten sehr erheblich.

Die Prüfung der äußeren Erscheinung panaschierter Blätter führt uns zur Unterscheidung folgender zwei wohl charakterisierter Gruppen:

1. Die grünen Teile sind scharf gegen die blassen abgesetzt; zwischen den blassen und den voll ergrünten Zellen vermitteln keine Zwischenformen.

Die Verteilung der grünen und blassen Spreitenanteile macht die Unterscheidung von drei Untergruppen notwendig.

a) Marginate Panaschierung. — Panaschierte Formen mit gelb- oder weißgeränderten Blättern — *foliis aureo-*, resp. *albo-marginatis* — sind von sehr vielen kultivierten Holzpflanzen — *Acer negundo*, *Cornus*-Arten, *Fraxinus excelsior*, *Hedera helix*, *Ilex aquifolium*, *Weigelia rosea* usw. — und von verschiedenen krautigen Gewächsen (*Pelargonium zonale*) her bekannt, auch bei Monokotylen ist dieselbe Panaschierung zu finden (*Agave*, *Fritillaria*, *Funkia* u. a.). Entweder es handelt sich bei dieser Form der Buntblätterigkeit nur um die Bildung eines schmalen blassen Saumes (*Evonymus japonica*, *Quercus pedunculata* usw.) oder um breite Ränder, die unter Umständen die Hauptmasse der Spreiten in Anspruch nehmen können (*Acer negundo* u. a.); entweder der blasse Rand entwickelt sich rings an der Blattspreite mit ungefähr gleichbleibender Breite oder dringt hier und da keilförmig in das Innere der Spreite vor.

---

1) ZIMMERMANN, Über die Chromatophoren in panaschierten Blättern (Ber. d. D. bot. Ges. 1890, **8**, 95); Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pflanzenzelle 1893, 81; WINKLER, Unters. über d. Stärkebildung in den verschiedenart. Chromatoph. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, **32**, 525, 547 f.).

2) MOLISCH, Über die Panachüre des Kohls (Ber. d. D. bot. Ges. 1901, **19**, 32). Vgl. auch WEIDLICHS Mitteilung über *Selaginella Watsoniana* (Gartenflora 1904, 586).

In erheblich geringerer Zahl als albomarginate Formen sind solche bekannt, bei welchen der Rand grün, das Mittelfeld der Spreite blaß ist (*Ilex aquifolium*, *Hydrangea hortensis* „*nivalis*", *Funkia undulata* u. a.)[1].

Der Verlauf der Grenzen zwischen grünen und blassen Spreitenteilen ist keineswegs an die Gefäßbündel gebunden, sie folgen diesen aber oft ansehnliche Strecken weit (treppenförmige Grenzlinien bei den marginaten Formen von *Cornus* u. a.).

b) Sektoriale Panaschierung. — Die weiße und grüne Farbe ist sektorenweise über Blätter und Sprosse verteilt; die Breite eines Sektors kann wenige Grade, in anderen Fällen beträchtlich mehr betragen, ja schließlich mit 360° zur Bildung völlig weißer Sprosse führen. Die Breite der Sektoren pflegt in verschiedenen Höhen eines Sprosses verschieden zu sein: die Sektoren können sich nach oben und unten spitz auskeilen oder an Breite gewinnen, ihre Grenzen können auf der einen Seite sich vorwärts schieben und gleichzeitig auf der anderen sich zurückziehen, so daß der weiße Sektor streckenweise gleichsam Drehungen um die Längsachse der Sprosse beschreibt. Auch können sich an einem Sprosse auf gleicher Höhe zwei oder noch mehr farblose Sektoren zeigen.



Fig. 1. Sektoriale Panaschierung. Sproßstück von *Chamaecyparis pisifera plumosa argentea.* Die an den weißen Sektoren der Sprosse entstehenden Achseltriebe (links) sind rein weiß, die an den grünen Sektoren sich entwickelnden (rechts) rein grün.

Ein wohlbekanntes Beispiel für sektoriale Panaschierung, bei welchem die weißen und grünen Sektoren auf weite Strecken hin ihre Breite unverändert beibehalten, sind die panaschierten Tradeskantien (*Tradescantia zebrina*); auch an ihren Achsen ist der Farbunterschied zwischen grünen und weißen Sektoren deutlich erkennbar: das ganze Blatt- und Seitensproßmaterial, das von einem weißen Sektor der Achse Ursprung nimmt, fällt seinerseits weiß aus; da die Blätter als ringförmige Wülste angelegt werden, wiederholt sich an jedem von ihnen der ganze Zyklus weißer und grüner Sektoren. den wir an der Achse finden, während die Seitensprosse, die nicht Material vom ganzen Umkreis der Achse in sich vereinigen, nur einen Ausschnitt jenes Zyklus auf sich wiederholen[2]) (vgl. auch Fig. 1).

Bei sektorialer Panaschierung der Blätter folgen die Grenzen zwischen den grünen und weißen Feldern nicht selten den Nerven. Blätter, welche sektorial halb grün, halb weiß sich entwickeln, sind häufig. Bei handnervigen Blättern folgen die Panaschierungssektoren oft den Nerven oder halten sich genau in der Mitte

1) Weitere Beispiele (*Symphoricarpus vulgaris* var. *quercifolia*, *Lonicera quercifolia* u. a.) bei LINDEMUTH, 1878, a. a. O.

2) Hierin findet die von LAUBERT beschriebene Gesetzmäßigkeit ihre einfache Erklärung (LAUBERT, Über die Panaschüre (Buntblätterigkeit) der *Tradescantia cumanensis*, Aus d. Natur 1910, **6**, 425).

zwischen je zwei Nerven (*Acer pseudoplatanus*, vgl. Fig. 2 *a*). Keineswegs aber sind die Farbgrenzen allgemein und gesetzmäßig an die Leitbündel



Fig. 2 *a*.

Fig. 2 *b*.

Fig. 2. Sektoriale Panaschierung. *a* Blatt von *Acer pseudo-platanus foliis variegatis* mit „pulverulenten" grünen Sektoren; *b* Blatt von *Spiraea pumila*.

Fig. 3. Marmorierte Panaschierung. Blatt von *Ficus Parcellii*.

Fig. 3.

gebunden; bei Monokotylen-Blättern können sie sich von den Nerven trennen, aber doch parallel zu diesen verlaufen (*Tradescantia* u. a.), bei Dikotylen-Blättern können sie die Seitennerven unter wechselnden Winkeln schneiden[1]) (*Spiraca pumila*, Fig. 2 *b* u. v. a.).

Die Verbreitung der sektorialen Panaschierung ist bei den Gefäßpflanzen eine sehr große. Sektorial panaschierte Selaginellen werden allenthalben kultiviert; sektorial panaschierte Filicineen dürften nur selten beobachtet worden sein[2]); von ebensolchen Koniferen ist *Chamaecyparis pisifera plumosa argentca* wohl die verbreitetste. Von den Monokotylen liefern die Gattungen *Tradescantia*, *Panicum*. *Aspidistria* u. v. a. allbekannte

1) Pantanelli, a. a. O. 1905, dürfte die Beziehungen zwischen dem Verlauf der Nerven und der Begrenzung der blassen und grünen Areale panaschierter Spreiten überschätzen. Wir kommen auf diese Beziehungen noch mehrfach zurück.

2) Vgl. Löhr, a. a. O. 1910.

Beispiele. Von den kultivierten buntblätterigen Laubbäumen sind namentlich *Acer pseudoplatanus* und *A. campestre* zur Entwicklung sektorialer Panaschüre befähigt. Spontan fand ich dieselbe sehr oft baei *Fagus silvatica*, seltener bei *Betula verrucosa* u. a., ferner beobachtete ich sektoriale Panaschierung bei wildwachsenden Exemplaren von *Salix caprea*, *Cirsium oleraceum*, *Myosotis palustris*, *Oxalis acetosella*, *Plantago major*, *Rosa*- und



Fig. 4.
Pulverulente Panaschierung (*Acer pseudo-platanus*). Die Grenzen der grünen (punktierten) Felder folgen nur stellenweise den Leitbündeln.

Rubus-sp., *Rumex acetosella* u. a. *R.*-Arten, *Sarothamnus scoparius*, *Medicago sativa*, *Trifolium*-sp., *Spiraea ulmaria*, *Taraxacum officinale*, *Centaurea scabiosa*, ferner an *Beta vulgaris* u. v. a.[1]).

Sektoriale und marginate Panaschierung können sich miteinander kombinieren; an weißgerandeten Exemplaren des *Pelargonium zonale*

---

1) Vgl. auch LINDEMUTH, a. a. O. 1878, der die Orthostichenanordnung der weißen Blätter an panaschierten Exemplaren richtig beschreibt, aber falsch erklärt, und LÖHR (sektorial panaschiertes Exemplar von *Mercurialis annua*, a. a. O. 1910), ferner JOHANNSEN, Über Knospenmutation bei *Phaseolus* (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1908, **1**, 1); BAUR, Unters. über d. Vererbung von Chromatophorenmerkmalen usw. (ibid. 1910, **4**, 81), GARJEANNE, Buntblätterigkeit bei *Polygonum* (Beih. z. bot. Zentralbl. 1903, **13**, 203, Beobachtungen an *P. pallidum*, *P. persicaria*, *P. nodosum* und *P. convolvulus*); TREUB, Nouv. rech. sur le rôle de l'acide cyanhydr. d. l. pl. vertes III (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1910, sér. II, **8**, 85; *Hevea brasiliensis*); SHULL, Über die Vererbung der Blattfarbe bei *Melandrium* (Ber. d. D. bot. Ges. 1914, **31** [40]); TÖPFFER, Buntblätterige Weiden (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft 1913, **11**, 350) u. v. a. Veröffentlichungen, namentlich auch in der kasuistisch-teratologischen Literatur.

treten nicht selten sektorial panaschierte Blätter und Achselsprosse auf, welche mehr oder minder breite reinweiße Sektoren aufweisen, die grünen Sektoren sind weißgerandet.

c) Marmorierte und pulverulente Panaschierung. In den bisher behandelten Fällen der Buntblätterigkeit stellten die weißen und grünen Anteile eines Blattes zusammenhängende Areale dar. Bei denjenigen Gewächsen, deren Blätter in der Gärtner- und Züchterliteratur als marmoriert oder pulverulent panaschiert bezeichnet werden, können sowohl die grünen wie die weißen Felder als isolierte inselartige Bezirke sich gegeneinander abgrenzen (*Ficus Parcellii*, Fig. 3, ferner panaschierte Formen von *Polygonum cuspidatum*, *Platanus orientalis*, *Ulmus campestris* u. v. a.); sind die einzelnen grünen oder weißen Parzellen sehr klein, so bekommt die Blattfläche eine nicht geringe Ähnlichkeit mit den bekannten „Spritzarbeiten"; alsdann werden die Gewächse als pulverulent panaschiert bezeichnet[1]) (*Acer pseudo-platanus*, *A. campestre*, *Quercus pedunculata* u. a. m.).

Form und Größe der grünen und weißen Felder wechselt außerordentlich; im allgemeinen sind sie eckig, der Verlauf ihrer Grenzen keineswegs ständig an den der Leitbündel gebunden (Fig. 4).

Die marmorierte oder pulverulente Panaschierung kann selbständig auftreten (*Ficus Parcellii*, Fig. 3, *Ulmus campestris*, *Polygonum cuspidatum* *Quercus pedunculata* u. a.) oder mit sektorialer Panaschierung sich kombinieren (*Acer pseudo-platanus* Fig. 2*a*, *A. campestre*), indem die grünen Sektoren pulverulente Parzellierung erfahren — oder mit marginater Panaschierung sich vereinigt zeigen, indem an der Grenze zwischen grüner Binnenfläche und weißem Rand zahlreiche kleine grüne Gewebsinseln auf weißem Grund auftreten (*Hydrangea hortensis nivalis*, s. u.).

Spontan fand ich marmorierte und pulverulente Panaschierung nur selten (*Rosa* sp., *Medicago sativa*, *Spiraea ulmaria*).

* * *

Sieht man von der natürlichen Begrenzung der tiefgrünen Mesophyllmassen durch die Epidermen ab, so finden wir, daß bei der sektorialen Panaschierung für die Umgrenzung der grünen Massen nur vertikale Flächen — d. h. solche, welche zur Oberfläche der panaschierten Blätter senkrecht stehen — in Betracht kommen, während bei der marginaten, marmorierten und pulverulenten Panaschierung auch horizontale Begrenzungsflächen, d. h. solche, welche parallel zur Oberfläche des Organes orientiert sind — wichtig werden können —, mit anderen Worten: bei den zuletzt genannten Formen der Panaschierung nimmt keineswegs immer das Mesophyll in seiner ganzen Dicke am Aufbau grüner oder blasser Distrikte teil, sondern seine übereinander liegenden Schichten können sich in der Farbe voneinander unterscheiden. Die Grenzen zwischen grünem Binnenfeld und blassem Rand werden bei Untersuchung marginater Blätter auf dem Querschnitt keineswegs immer und überall als vertikale Flächen erkannt, vielmehr stuft sich viel häufiger das grüne Gewebe nach dem Rande treppenförmig in der Weise ab, wie es das in Fig. 5*a* dargestellte Schema veranschaulicht. Selbst an dem nämlichen Blatte wechselt die Breite, mit welcher die

1) LINDEMUTH, a. a. O. 1878.

oberen grünen Zonen am Rand des Blattes hinter den unteren grünen Schichten zurückbleiben, innerhalb weiter Grenzen; sie beträgt bei *Ficus elastica* Bruchteile eines Millimeters bis mehrere Zentimeter. Blätter mit derartiger stufenförmiger Umgrenzung des grünen Gewebes zeigen bei Flächenbetrachtung ihrer Spreiten auf diesen mehr als zwei Farbentöne; zwischen dem blassen Rande und dem vollgrünen Binnenteil schiebt sich eine halbgrüne (graugrüne) Zone von wechselnder Breite ein; auch die Grenzen zwischen halb- und vollgrünen Teilen der Spreite sind stets scharf.

Fig. 5*d* zeigt den schematischen Querschnitt durch ein marmoriert panaschiertes Blatt: bei seinem Mesophyll unterscheiden wir deutlich drei Schichten bzw. Schichtenkomplexe, die bald normal ergrünt, bald blaß sein können. Durch wechselnde Kombination der übereinanderliegenden grünen und weißen Schichten kommen die verschiedensten Farbenabstufungen zustande. Ganz analoge Verhältnisse haben die pulverulenten Panaschierungen aufzuweisen. —

Dazu kommt, daß bei den marginaten Formen die grüne Mesophyllmasse auch nach außen noch von weißen Schichten begrenzt wird, d. h. daß sich zwischen jenen und der Epidermis eine oder mehrere Lagen farbloser Zellen finden, die wir bei entsprechenden normalen Teilen der Pflanze grün antreffen; die grüne Gewebemasse der marginat-panaschierten Pflanzen steckt also, wie Baur ausführlich dargetan hat[1], gleichsam in einer Hülle blassen Gewebematerials, die alle Teile der Pflanze lückenlos umspannt. Die Mächtigkeit dieser Hülle kann ver-

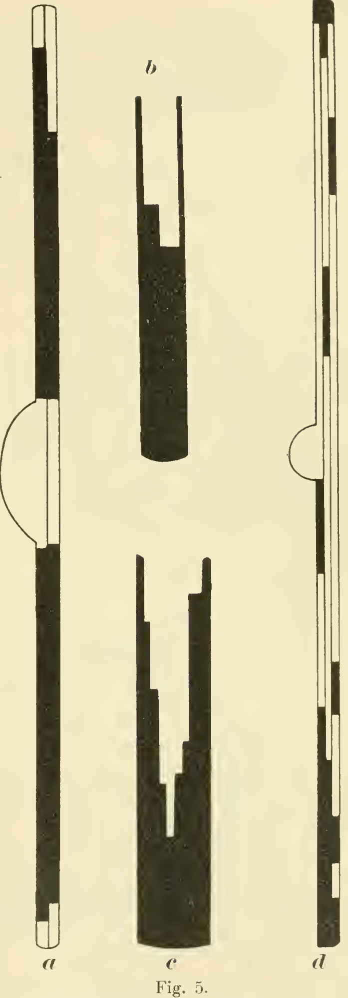
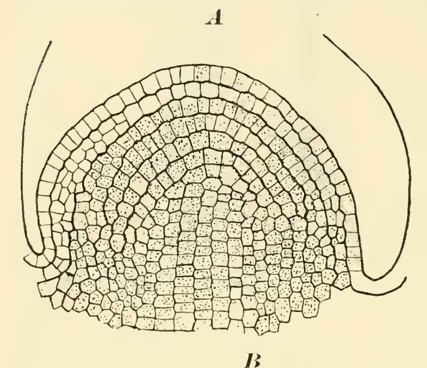


Fig. 5.
Querschnitte durch panaschierte Blätter. *a* Marginate Panaschierung von *Ficus elastica*, *b* dgl. bei *Funkia undulata*, *c* dgl. bei *Hydrangea hortensis nivalis*, *d* marmorierte Panaschierung von *Ficus Parcellii*. Schemata; bei *a* und *d* sind nur die Gewebemassen des Mesophylls, bei *b* und *c* auch die Epidermen angedeutet.

1) Baur, Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse des „varietates albomarginatae hort." von *Pelargonium zonale* (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1909, **1**. 330).

schieden sein: am Rande der Spreiten nimmt sie die Form oft zentimeterbreiten Saumes an, während sie an den Binnenteilen des Blattes eine wenige Zellenlagen mächtige Platte darstellt. Bei der panaschierten Gartenform *Quercus sessiliflora var. Darwinii*, deren Blätter von einem ganz schmalen weißen Rand umsäumt sind, liegt über der tiefgrünen obersten Palissadenschicht unmittelbar die Epidermis.

Wie sich nach dem oben Gesagten erwarten läßt, kommt auch der umgekehrte Fall vor, bei welchem die peripherischen Zellenlagen einer Pflanze chlorophyllhaltig sind, und die inneren sich chloroplastenfrei entwickeln. Bei *Hydrangea hortensis nivalis* steckt gleichsam ein chlorophyllfreier Gewebekern in einer chlorophyllhaltigen Haut; das Binnenfeld des panaschierten Blattes erscheint trotz dieser chlorophyllhaltigen Hülle bei makroskopischer Betrachtung rein weiß — desgleichen die Blattstiele und die Achsen — weil bei ihnen lediglich die einschichtige Epidermis Chlorophyllkörner enthält, und der Pigmentgehalt dieser letzteren überdies gering ist und oft durch reichlichen



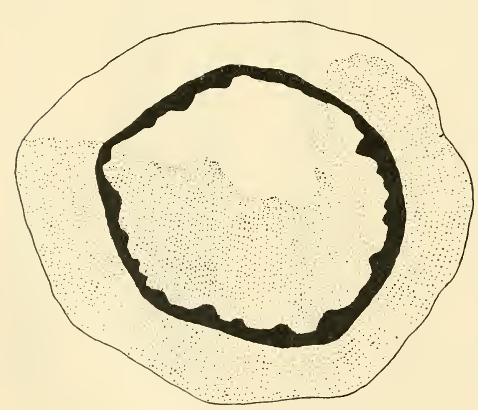


Fig. 6.

Fig. 6. Sektoriale Aufteilung einer Achse in grüne und blasse Anteile. *A* Schematische Darstellung der Entstehung einer sektorialen Panaschierung und der Zusammensetzung eines Vegetationspunktes aus verschieden veranlagten Zellen. *B* Querschnitt durch eine sektorial geteilte Achse, aus welcher sich marginatpanaschierte Seitenorgane zu entwickeln vermögen; links radialer Verlauf der Grenze zwischen Grün und Blaß; rechts Überlagerung des grünen Teiles durch den blassen. Nach Baur.

Stärkegehalt der Chloroplasten noch schwieriger wahrnehmbar wird. — Die Umgrenzung der grünen Schichten entspricht auf dem Blattquerschnitte dem in Fig. 5*c* dargestellten Typus; in der Nähe der Grenze grün-weiß liegen oft noch inselartige grüne Einsprengsel auf weißem Grunde. Bei der grüngeränderten *Funkia* fand ich oft den in Fig. 5*b* dargestellten

Modus der Gewebeabstufung; doch darf hieraus nicht gefolgert werden, daß für verschiedene Arten der panaschierten Gewächse dieser oder jener Modus der Abstufung konstant wäre; vielmehr findet sich auch bei *Funkia* zuweilen das weiße Gewebe in schmaler, eine Zellenlage mächtigen Schicht weit in das grüne Gewebe vorgeschoben, wie es Fig. 5*c* veranschaulicht, oder es erscheinen sogar zwei schmale weiße Gewebezungen, die sich weit in das grüne Mesophyllmaterial vorschieben.

Die Erkenntnis, daß sich ein Organ oder ein Vegetationspunkt schichtenweise aus Zellenmaterial verschiedener Qualifikation zusammensetzen kann, macht ohne weiteres auch die Struktur anders gefärbter *Pelargonium*-Formen verständlich. Baur beschreibt eine solche, bei der nur die alleräußerste Zellenlage blaß, alles übrige normal grün ist; ferner eine andere, die außen zwei Zellenlagen normal grün werden, alles übrige blaß bleiben läßt, eine weitere, bei der im farblosen Plerom noch ein grüner Strang besteht, und eine vierte, bei der bis auf die Epidermis alles blaß ist; die Epidermis freilich entwickelt nur in ihren Schließzellen normale Chloroplasten[1]). —

Daß an einem normalen, d. h. zur Produktion normal ergrünender Gewebe befähigten Vegetationspunkt sektoriale Panaschierungen, d. h. Sektoren von Gewebe, deren Zellen nicht normal ergrünungsfähige Chromatophoren enthalten, entstehen können, lehrt die Betrachtung der sektorial panaschierten *Chamaecyparis*-Formen u. a. ohne weiteres. Bei den am Vegetationspunkt sich abspielenden Teilungen hat irgendwo eine ungleiche Verteilung der in der Mutterzelle liegenden Fähigkeiten auf die Tochterzellen stattgefunden, und die Fähigkeit der Chromatophoren zum normalen Ergrünen (bzw. zur Produktion normaler Chloroplasten) ist nur einem Teil der am Vegetationspunkt liegenden Zellen geblieben (Fig. 6). Wir können den Vorgang dieser kritischen Zellteilung zwar nicht unmittelbar beobachten; an der Möglichkeit, daß eine Teilung der erörterten Art genügt, um einen blassen Sektor entstehen zu lassen, ist nicht zu zweifeln. Je früher die Teilung eintritt, bei welcher der einen der beiden Tochterzellen die Fähigkeit zum normalen Ergrünen verloren geht, um so größer kann der blasse Anteil der panaschierten Pflanze werden. Die marmorierten und pulverulenten Panaschierungen zeigen, daß noch sehr spät an einem in Entwicklung begriffenen Blatte die kritischen Teilungen erfolgen können; je später sie sich abspielen, um so kleiner und zellenärmer werden die grünen und blassen Parzellen des Organes ausfallen. Dafür, daß äußere Umstände den Zeitpunkt der kritischen Teilung verschieben können, spricht vielleicht das Verhalten des pulverulenten *Acer pseudo-platanus*, der an seinen Jahrestrieben zuerst fein gesprenkelte Blätter, später solche mit relativ großen, grünen und blassen Arealen oder Blätter produziert, deren grüne Sektoren einheitlich gefärbt sind und nichts mehr von marmorierter oder pulverulenter Zerstückelung erkennen lassen.

Seine Beobachtungen über die Einschachtelung verschieden farbiger Komponenten in einander führten Baur zur Aufdeckung des Zusammenhanges, der zwischen sektorialer und marginater Panaschierung bestehen kann: die sektoriale Aufteilung eines Vegetationspunktes in grüne und blasse Regionen erfolgt keineswegs immer in der Weise, daß die Grenzen zwischen diesen und jenen auf dem Querschnitt genau den Radien folgen; vielmehr

1) Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre 1911, 235.

können allerhand Unregelmäßigkeiten im Verlauf der Sektorgrenzen sich bemerkbar machen; Fig 6 zeigt einen Querschnitt durch den sektorial geteilten Stengel einer Pelargonie, bei welchem der weiße Anteil lokal den grünen überlagert: die Grenzen der grünen und blassen Anteile folgen nicht mehr den Antiklinen, sondern den Periklinen. Alle Blätter, die die *Pelargonium*-Pflanzen an den der Stelle *b* (Fig. 6) entsprechenden Teilen des Vegetationspunktes entwickeln, sind nach BAUR marginat panaschiert, indem nur die inneren Teile der Blätter von normal grünen (bzw. ergrünungsfähigen) Zellen abstammen, die äußeren Lagen aber sich von blassen Schichten ableiten. Im Anschluß an BAURS Nomenklatur können wir die marginaten Panaschierungen auch als Periklinalpanaschierungen bezeichnen.

Die histologischen Vorbedingungen für die Produktion marginat panaschierter Blätter können höchstwahrscheinlich auch ohne die von BAUR beschriebene Verbindung sektorialer Teilung und periklinaler Schichtenüberlagerung zustande kommen[1]. —

Wir haben bisher nur von denjenigen Anomalien der blassen Gewebe gesprochen, die in der unvollkommenen Entwicklung ihrer Chromatophoren zum Ausdruck kommen; Querschnitte durch panaschierte Blätter belehren uns darüber, daß die grünen und blassen Teile — gleichviel um welche der bisher genannten Formen der Panaschierung es sich handelt — sich auch noch durch andere Qualitäten unterscheiden können. Die blassen Teile sind im allgemeinen ganz erheblich dünner als normal ergrünte, reichlich chlorophyllführende Zellanlagen höher als entsprechende blasse. Bei der marginaten Weigelie (*Weigelia rosea* Lindl. *Kosteriana* hort.), fand ich die blasse Randzone etwa 225 μ dick, die grünen Binnenfelder 345 μ, bei *Quercus pedunculata pulverulenta* die in allen Schichten chlorophyllfreien bzw. -armen Teile 150 μ, die in allen Schichten normal ergrünten 240 μ stark; die Blätter von *Fraxinus excelsior pulverulenta* werden an den vollgrünen Teilen bis 330 μ stark, an den halbgrünen, die nur im Schwammparenchym normale Chloroplasten führen, etwa 240 u, die völlig farblosen Bezirke 180 μ dick. In anderen Fällen ist der Dickenunterschied geringer, z. B. bei *Spiraea pumila*, deren blasse Spreitensektoren ich 165—180 μ dick fand, neben grünen von 180—195 μ Dicke. Bei panaschierten *Selaginella*-Arten konnte ich keinen nennenswerten Dickenunterschied finden.

Der Unterschied in der Dicke der Spreiten kommt, wie zu erwarten, nicht durch die Epidermen, sondern durch das Grundgewebe zustande; entsprechende Schichten des Mesophylls werden mächtiger, wenn sie voll ergrünen, und können in diesem Falle Palissadencharakter annehmen, während sie in blassen Spreitenteilen isodiametrisch bleiben. Sehr auffällig wird der Längenunterschied zwischen blassen und grünen Palissaden, z. B. bei der pulverulent-panaschierten Eiche (Fig. 7*a*); die oberste Palis-

---

1) In seiner zitierten Abhandlung erörtert BAUR die Theorie, daß bei den panaschierten Pflanzen der hier besprochenen Art zweierlei Chromatophoren, ergrünungsfähige und -unfähige vorhanden seien: „erhält eine Tochterzelle nur weiße Chromatophoren, so wird diese Zelle weiterhin nur weiße Zelldeszendenz haben, ein weißes Mosaikstück aus sich hervorgehen lassen; erhält eine Tochterzelle nur grüne Chromatophoren, so entsteht daraus ein konstant grüner Zellkomplex. Zellen mit beiderlei Chromatophoren werden auch weiterhin aufspalten können" (a. a O. 1909, 349). Ich glaube, daß wir auch ohne die Annahme eines derartigen Dualismus in der Veranlagung der Chromatophoren auskommen, und vermute, daß die ungleichartige Entwicklung der Zellen bzw. ihrer Chloroplasten durch ungleiche chemische Qualitäten des Inhalts der Zellen bedingt wird.

sadenlage erreicht in ihrer grünen Form 120 μ Höhe, in der blassen nur 30—48 μ; die zweite Palissadenlage wird grün bis 75 μ hoch, ohne Chlorophyll nur ca. 30 μ. In anderen Fällen (oberste Palissadenreihen bei *Polygonum cuspidatum* u. a.) fand ich den Höhenunterschied zwischen grünen und farblosen Zellen entsprechender Gewebelagen erheblich geringer.

Fig. 7*b* erläutert die ungleiche Mächtigkeit grüner und blasser Gewebeschichten an einem weiteren Beispiel und zeigt zugleich, daß beim Voll-

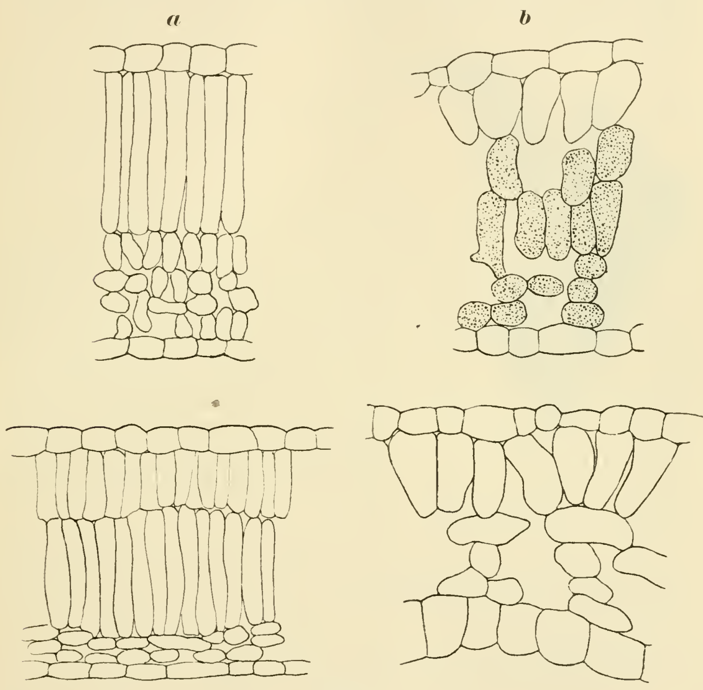


Fig. 7.

Fig. 7. Panaschierte Blätter. *a* Pulverulente Panaschierung von *Quercus pedunculata*; oben eine Blattstelle, bei welcher nur die erste (oberste), — unten eine solche, bei welcher nur die zweite Palissadenreihe ergrünt ist. — *b* Pulverulente Panaschierung von *Acer pseudoplatanus*, oben eine Blattstelle, bei welcher nur die oberste Palissadenreihe, — unten eine solche, deren Mesophyll in allen Schichten blaß ist.

ergrünen sich typische Palissaden anstelle isodiametrisch-rundlicher oder sogar tangential gestreckter Zellen sich entwickeln können.

Der geringen Dickenentwicklung der blassen Spreitenteile entspricht das abnorm schwache Flächenwachstum, zu dem sie — gegenüber entsprechenden grünen Teilen — meist befähigt sind. Der Unterschied in der Intensität des Flächenwachstums blasser und grüner Spreitenteile kann sehr verschieden sein; er ist nur bescheiden bei manchen marginaten Formen des

Acer negundo, er fehlt wohl völlig bei den panaschierten *Selaginella*-Arten. Beispiele für recht erhebliche Differenzen liefert der in Fig. 8 veranschaulichte Fall; sind die blassen und die grünen Spreitenteile bei marginater, sektorialer oder marmorierter Panaschierung auf die beiden Blatthälften ungleich verteilt, so resultiert aus dem ungleichen Flächenwachstum der blassen und der grünen Teile eine oft sehr auffällige Asymmetrie der Blätter; diese biegen sich schwert- oder sichelförmig (*Spiraea pumila*, Fig. 2*b*) oder weisen sogar gewaltsame Knickungen auf, wenn in der Mitte einer der beiden Spreitenhälften ein besonders weites Areal chlorophyllfrei und daher im Flächenwachstum zurückgeblieben ist (*Hibiscus Cooperi*, Fig. 8); bei *Acer pseudo-platanus*, „*Simon Louis frères*", einer sektorial panaschierten Form, können die blassen Sektoren zu ganz geringer Breite gleichsam einschrumpfen, während andere sektorial panaschierte Formen derselben Ahornart (Fig. 2*a*) blasse und pigmentierte Spreitenabschnitte in nahezu gleicher Breite zu entwickeln pflegen.



Fig. 8.
Asymmetrisches panaschiertes Blatt; *Hibiscus Cooperi* (marmorierte Panaschierung).

Die Asymmetrie der weißgerandeten Blätter von *Evonymus japonica* kommt dadurch zustande, daß die grünen Anteile der beiden Spreitenhälften verschiedene Form haben und der weiße Rand die Lücken nicht füllt, die jene aufweisen; bei anderen marginaten Arten (*Ficus elastica* u. a.) entwickelt sich der weiße Rand in wechselnder Breite und füllt gleichsam die Lücken auf, die die grünen Binnenfelder aufweisen, so daß stets normal gestaltete, symmetrische Spreiten entstehen — gleichviel welche Form ihre grünen Areale haben.

Die unvollkommene Beteiligung der blassen Spreitenteile am Flächenwachstum führt in manchen Fällen marginater Panaschierung zu unregelmäßig löffelartigen Verbiegungen der Spreite, indem der blasse Rand wie ein Reifen die stärker wachsenden inneren Teile der Spreite umspannt, so daß diese nach oben oder unten sich vorwölben müssen.

Schließlich sei noch erwähnt, daß die Gestaltungsprozesse an den blassen Teilen der Spreite sich unvollkommener abspielen können als an normal ergrünten; die Blattrandzähne sind bei marginaten Blättern zuweilen (*Evonymus japonica*, *E. radicans*) deutlich schwächer entwickelt als bei entsprechenden grünrandigen Blättern[1]).

Die Frage, ob und inwieweit nicht nur der eigene Chlorophyllgehalt, sondern auch der benachbarter Gewebeanteile auf die histologische Ausbildung bestimmter Zellenlagen panaschierter Blätter Einfluß gewinnen kann, bedarf noch der näheren Untersuchung. Bei den grüngerandeten Blättern der panaschierten Funkien fiel mir auf, daß die Stomata der unterseitigen Epidermen häufig stark asymmetrisch werden (Obliteration einer der beiden Zellen), wenn blasses Gewebe an sie grenzt, während über grünem Gewebe die Mehrzahl der Stomata normalsymmetrisch sich gestaltet; die Stomata der weiß-

1) Vgl. auch die Abbildungen bei LINDENMUTH a. a. O., 1878, Tab. XXIX.

gerandeten Varietät sind kreisrund und nicht selten breiter als lang, die der grüngerandeten fast ausnahmslos länger als breit. —

Ähnliche Verteilung chlorophyllreicher und -armer Regionen wie an den Laubblättern und den sie tragenden Achsen finden wir auch bei Pflanzenorganen anderer Art, namentlich bei den Früchten; sektoriale und marmorierte Panaschierung ist bei Birnen[1]), bei Kürbisfrüchten u. a. häufig, seltener bei Eicheln[2]), bei *Citrus*[3]) u. a.

In derselben gesetzmäßigen Weise, in welcher bei den bisher betrachteten Pflanzenorganen chlorophyllreiche mit chlorophyllarmen Teilen wechseln, können — wie hier nicht näher ausgeführt werden soll — auch anders unterschiedene Gewebeanteile einander ablösen, z. B. anthozyanhaltige und anthozyanfreie. Nicht nur die Farbenverteilung in den Blüten, sondern auch die Anthozyanverteilung an Laubsprossen kann wichtige Analogien mit den Panaschierungsformen der vegetativen Sprosse aufweisen.

* * *

2. Bei der zweiten Hauptgruppe handelt es sich um panaschierte Organe, bei welchen die Grenzen zwischen normal ergrünten und blassen Anteilen unscharf sind, also zwischen Zellen mit reichlichem Chlorophyllgehalt und den blassen allerhand Schattierungen vermitteln; die Übergangszonen können mehrere Millimeter breit werden, in anderen Fällen nur Bruchteile eines solchen in der Breite messen. Nach der Form der grünen und blassen Areale und nach ihrer Verteilung unterscheiden wir folgende Gruppen.

a) Zebrapanaschierung, d. h. solche, bei welcher Blätter zebraartig quergestreift erscheinen, ist bisher nur für Koniferen und Monokotyledonen bekannt[4]); am häufigsten sieht man die zebrapanaschierte *Eulalia japonica* (Fig. 9*a*), deren Blätter eine Folge sehr langer normalgrüner und schmaler, querbandartiger, blasser Zonen darstellen. Die vermittelnden Übergänge zwischen grünen und blassen Arealen können mehrere Millimeter breit sein.

Die blassen Querbänder der *Eulalia*-Blätter sind nicht immer gleichmäßig gefärbt, sondern oft von grünen Längslinien durchzogen, indem das den Leitbündeln — namentlich das der Mittelrippe — anliegende Gewebe chlorophyllgrün bleibt. Außerdem ist ein grüner Ring um alle feinen Wunden sichtbar, welche Insekten den Blättern beibringen (Fig. 9*b*) [5]).

Vom Verlauf der Leitbündel ist der der Grenzen zwischen blassen und grünen Blattteilen unabhängig.

Zebrapanaschierung zeigen die Blätter einer panaschierten Form von *Coix lacrima*, ferner *Juncus effusus* und die Nadeln von *Pinus Thunbergii* „*oculus draconis*" und anderen Koniferen[6]).

---

1) Lindemuth a. a. O., 1878.

2) Vgl. Löhr, a. a. O. 1910, 61, 62.

3) Vgl. Savastano, Note di patol. arborea (Ann. staz. agrumi- e frutticoltura 1912, **1**, 111).

4) Küster, Über Zonenbildung in kolloidalen Medien. Jena 1913, 15. — Die von Goeschke als „zebraartig gelb gezeichnet beschriebene Form *Ptelea trifoliata* L. *foliis aureo-variegatis* (a. a. O. 34) hat, so weit ich von der mir bekannten panaschierten *Ptelea*-Form schließen kann, mit der hier beschriebenen Zebrapanaschierung nichts zu tun, kommt vielmehr durch fleckenhaftes Verbleichen der zwischen den Seitenrippen liegenden Spreitenfelder (vgl. unten sub 2) zustande.

5) Eine ganz ähnliche Wirkung liegt vielleicht vor, wenn auf panaschierten Rubiazeenblättern die von Bakterien besiedelten blassen Spreitenanteile grün erscheinen (Zimmermann, Üb. Bakterienknoten in den Blättern einiger Rubiazeen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, **37**, 1).

6) Mayr, H., Monographie der Abietineen des japanischen Reiches usw. München 1890, 89; Küster, a. a. O. 1913, 17.



b) Fleckenpanaschierung liegt in allen denjenigen Fällen vor, in welchen inmitten der grünen Anteile weiße oder gelbe Flecke auf den Spreiten erschei-

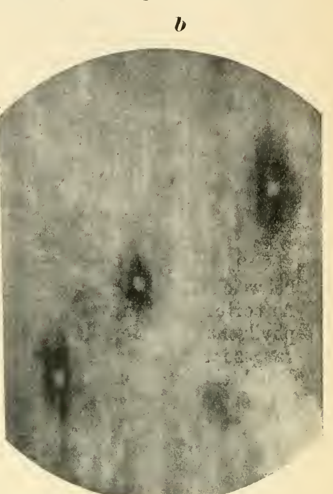


Fig. 9. Zebrapanaschierung. *a* Gruppe einiger panaschierter Blätter von *Eulalia japonica*. *b* Teil eines blassen Blattstückes, dessen Wunden grün umrandet geblieben sind.



Fig. 10.
Fleckenpanaschierung. Blatt von *Farfugium grande*.

nen — Größe und Zahl der hellen Flecke können sehr verschieden ausfallen. Die Umgrenzung der Flecke ist entweder von den Leitbündeln unabhängig oder fällt mit diesen mehr oder minder vollkommen zusammen; im ersten Fall entstehen rundliche, oft kreisrunde Flecken, im anderen polygonal geformte blasse Parzellen auf grünem Grund.

Hierher gehören die sehr auffällig gelbgefleckten Blätter des *Farfugium grande* (*Senecio Kaempferi*), deren kreisrunde Male von den Leitbündeln in Entwicklung und Form gar nicht beeinflußt zu werden

scheinen (Fig. 10); hierher gehören ferner die gefleckten Formen der *Aucuba japonica*, des *Ligustrum vulgare* u. a., ferner die schön gezeichneten *Prunus virginiana aucubifolia*, deren Blätter zwischen den Seitennerven zahlreiche helle Flecke aufweisen, und *Fraxinus cineraria aucubifolia*. Auch die Bildung weißer Flecken auf den Blättern mancher Aroideen (*Dieffenbachia picta* u. a.[1]) gehört wohl in diesen Zusammenhang.

Die panaschierten Malvazeen wie *Abutilon Thompsoni*, *Kitaibelia vitifolia* u. a.[2]) unterscheiden sich von den bisher genannten dadurch, daß die hellen Flecken bei ihnen oft kantige Formen annehmen, indem sie oft durch die Gefäßbündel begrenzt werden (Fig. 11).

Die Mosaikkrankheit des Tabaks und der Tomate rufen ebenfalls Erscheinungen hervor, die den genannten Panaschierungen an die Seite zu stellen sind.

Die Lokalisation der blassen Stellen kann noch eine andere sein als bisher erwähnt wurde: *Coleus hybridus* zeigt sich oft in einer weißbunten Form, deren Blätter am Mittelnerv eine blasse, keilförmig nach oben sich zuspitzende Zone aufweisen; auch den Seitennerven kann diese streckenweise folgen. Ihr vergleichbar ist eine in den Gärten vielfach kultivierte Form des *Sedum Sieboldi*, deren Blätter in der Mitte gelblich gefärbt sind.



Fig. 11.
Fleckenpanaschierung. Blatt von *Abutilon* „*Erfurter Glocke*". Nach LINDEMUTH.

Weiterhin rechne ich hierher einige weißgerandete Formen: bei *Viburnum lantana punctatum* (SPAETH) ist der Rand gelb und die Fläche der Blätter unregelmäßig gelb gefleckt; der Übergang von den grünen Binnenflächen zu dem gelben Rand erfolgt allmählich; an den Leitbündeln geht die grüne Farbe besonders weit vor. *Acer platanoides aureomarginatum* hat einen gelblichen Rand, der mehr oder minder breit sich entwickelt; an den Leitbündeln bleibt die grüne Farbe noch erhalten.

---

1) Vgl. DALITSCH, Beiträge zur Kenntnis der Blattanatomie der Aroideen (Bot. Zentralbl. 1886, **25**, 153, 252).

2) LINDEMUTH, Studien über die sog. Panaschüre und über einige begleitende Erscheinungen (Landw. Jahrb. 1907, **36**, 807).

Pflanzen mit Flockenpanaschierung werden in Gärten allenthalben gezogen; Buntblättrigkeit derselben Art wird spontan an vielen wildwachsenden Kräutern und Holzgewächsen unserer einheimischen Flora gefunden; *Ligustrum*-, *Rubus*-Arten, *Urtica dioica*, *Marrubium* u. v. a. zeigen rundliche Flecken auf grünem Grund; bei *Convolvulus arvensis*, das auch in rein gelbblättrigen Exemplaren sehr oft gefunden wird, folgt die Gelbfärbung der Nervatur[1]). Weiße Zeichnung, die gesteinsaderähnlich die grünen Spreiten durchzog, beobachtete ich wiederholt bei *Taraxacum officinale*.

Die Mannigfaltigkeit der Zeichnung, die durch unscharf umgrenzte Panaschierungen hervorgerufen wird, ist erheblich größer als bei den in unserer ersten Hauptgruppe zusammengefaßten Fällen. Im Habitus besteht zwischen jenen und manchen anderen Arten der physiologischen oder pathologischen „Buntblätterigkeit" gar manche Übereinstimmung — sowohl mit der lokalen Vergilbung, mit welcher die herbstliche Laubverfärbung einsetzt, als auch mit den Sprenkelungen, welche nach Einwirkung lokaler äußerer Agentien zustande kommen (z. B. nach der Infektion der Eichenblätter durch *Phylloxera quercus*, ferner auf vielen Wirtspflanzen nach Besiedelung durch parasitische Pilze). —

Die Unterschiede, welche die Panaschierungen unserer zweiten Gruppe von den der ersten trennen, sind in der Entwicklungsgeschichte begründet: bei den zuerst behandelten Fällen handelte es sich um panaschierte Organe, an deren Aufbau zwei von Anfang an verschieden veranlagte Arten von Zellen teilnehmen; die blassen Flecke und Streifen, von welchen bei Behandlung der zweiten Gruppe zu sprechen war, bauen sich aus Zellen auf, die keine anderen Anlagen besitzen als die grünen, die aber durch früher oder später wirksam werdende Umstände an der normalen Entwicklung ihrer Chloroplasten gehindert werden, oder deren normal ergrünte Chloroplasten unter dem Einfluß jener Agentien verblassen.

Sehr leicht läßt sich bei der Entwicklung der *Farfugium*-Blätter verfolgen, wie auf ursprünglich gleichmäßig grünem Grunde blasse Flecken sich bilden und gleich runden Diffusionsfeldern mehr und mehr heranwachsen, so daß schließlich nur noch schmale grüne Zwickelfelder zwischen den mächtig vergrößerten Flecken erhalten bleiben[2]). Schon diese Beobachtung könnte die Vermutung nahelegen, daß es sich bei dem Verblassen grüner Zellen um die Wirkung eines in der Pflanze selbst entstandenen chemischen Agens handelt, eines den Chromatophorenapparat der Zellen alterierenden Virus. Die Untersuchungen LINDEMUTHS und BAURS[3]) haben die Übertragbarkeit der an *Abutilon*, *Ligustrum*, *Cytisus*, *Fraxinus*,

1) Über eine andere weit verbreitete ähnliche Form der Panaschierung vgl. KANNGIESSER, Über Netzpanaschierung bei *Oxalis acetosella* (Naturwiss. Wochenschr. 1913, **12**, 79).

2) Von derselben Spezies wird auch eine ungefleckte, albomarginate Form gezüchtet.

3) LINDEMUTH 1877 und 1907 a. a. O.; BAUR, Zur Ätiologie der infektiösen Panaschierung (Ber. d. D. bot. Ges. 1904, **22**, 453); Über die infektiöse Chlorose der Malvazeen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin 1906, Nr. 1, 11). Weitere Mitteilungen über die infektiöse Chlorose der Malvazeen und über einige analoge Erscheinungen bei *Ligustrum* und *Laburnum* (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 416). Über infektiöse Chlorosen bei *Ligustrum*, *Laburnum*, *Fraxinus*, *Sorbus* und *Ptelea* (ibid. 1907, **25**, 410). Über eine infektiöse Chlorose von *Evonymus japonica* (ibid. 1908, **26**a, 711).

Ptelea und *Sorbus* auftretenden Panaschierungen, die wir mit BAUR als infektiöse bezeichnen, durch Transplantation, d. h. durch Verbindung panaschierter mit normal ergrünenden Teilen dargetan. Während bei den genannten Gewächsen Infektion nur durch Transplantation erzielt werden kann, wird die Mosaikkrankheit des Tabaks und der Tomate auch durch Einimpfen des aus kranken Individuen gewonnenen Saftes in gesunde Exemplare übertragen[1]).

Die chemische Beeinflussung, die höchstwahrscheinlich bei allen oben aufgezählten und allen ähnlichen Panaschierungserscheinungen im Spiele

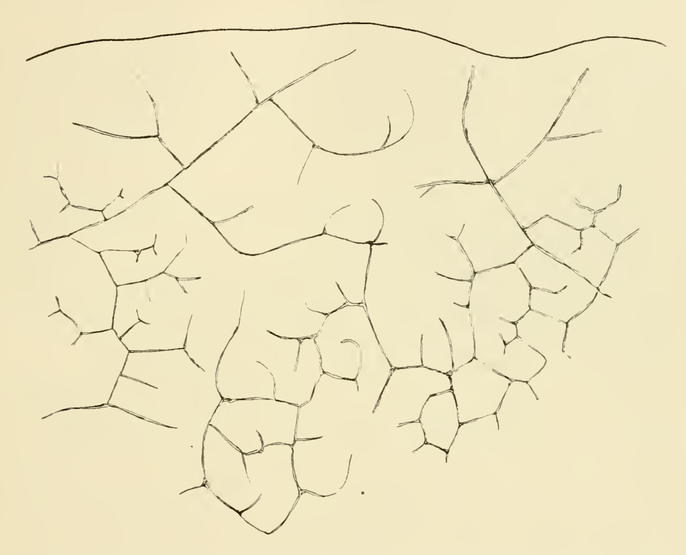


Fig. 12. Unvollkommene Entwicklung der Nervatur in blassen Blattspreitenteilen. Blattrand von *Acer platanoides aureo-marginatum*.

ist, kann früher oder später im Leben der betreffenden Organe eintreten; je früher sie erfolgt, um so stärker können die histologischen Anomalien sein, welche an den befallenen, blassen Pflanzenteilen sich bemerkbar machen, indem die weitere Entwicklung jener Teile gehemmt werden kann; erfolgt die chemische Beeinflussung spät, so können histologische Anomalien sogar ganz ausbleiben. Bei *Aucuba japonica* fand ich den Gewebeaufbau an den blassen Stellen der Blattspreiten genau ebenso wie an den grünen Stellen[2]), während in anderen Fällen — z. B. bei *Acer platanoides aureo-*

1) Vgl. z. B. WESTERDIJK, Die Mosaikkrankheit der Tomaten (Mededell. phytopath. Labor. Willie Commelin Scholten, Amsterdam 1910, **1**).

2) Andere Resultate führt TIMPE a. a. O. an.

marginatum — die gelben Spreitenteile dünner als die grünen sind, und ihre Gewebeausbildung eine unvollkommene bleiben kann.

Starke Hemmung in der Gewebedifferenzierung fand PANTANELLI an den „Weißflecken" der *roncet*-kranken *Vitis*-Blätter[1]); die Verfärbung beginnt an den Gefäßbündelendigungen und kann über mehrere Interkostalfelder sich erstrecken.

Hier wie bei anderen „bunten" Blättern zeigt sich deutlich die abnorm geringe Widerstandsfähigkeit der blassen Spreitenteile gegenüber den verschiedensten schädigenden Einflüssen; PANTANELLI beschreibt gummöse Veränderungen der blassen Stellen, die dem Absterben und Eintrocknen vorausgehen.

Bei *Acer platanoides aureo-marginatum* bleiben alle Gewebe, namentlich sinnfällig auch die Nervatur in der Entwicklung zurück; in der Abbildung (Fig. 12) ist ohne weiteres leicht zu erkennen, wie weit der gelblich verfärbte Rand reicht, und wo die normale Grünfärbung einsetzt; an ersterem sind die Abstände zwischen je zwei Leitbündeln erheblich größer als im normal ergrünten Gebiet; in jenem fehlen vor allem auch die Anastomosen der Nerven.

Indem die blassen Teile der Spreite auch im Flächenwachstum gegenüber den grünen zurückbleiben, kommen allerhand Verbiegungen zustande, die bereits LINDEMUTH beschrieben hat. —

Auch zu den in unserer zweiten Gruppe vereinigten Erscheinungen der Buntblätterigkeit finden wir Analogien bei Untersuchung der Blütenfärbung: zur Zebrapanaschierung in dem Perigon vieler Orchideenblüten u. a., zu den Flecken des *Farfugium* u. a. in der Zeichnung mancher Gartenbalsaminen (weiße kreisrunde Flecke auf rotem Grund) u. a. m.

1) PANTANELLI, Beiträge zur Kenntnis der Roncetkrankheit oder Krautern der Rebe (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1912, **22**, 1); dort weitere Literaturangaben.

2. Etiolement und verwandte Erscheinungen.

Pflanzen, die sich im Dunkeln oder bei unzureichendem Lichtgenuß entwickeln, weichen in ihrer äußeren Tracht ebenso wie durch ihre histologische Struktur sehr wesentlich von den im vollen Lichtgenuß erwachsenen Exemplaren ab. Den Komplex der Symptome, die sich bei Dunkelkultur der Versuchspflanzen bemerkbar machen, bezeichnen wir zusammenfassend als Etiolement, die im Dunkeln erwachsenen abnorm entwickelten Pflanzen nennen wir etioliert.

Etiolierte Pflanzen unterscheiden sich von normal entwickelten in erster Linie durch ihre bleiche Farbe; dikotyle Gewächse pflegen bei Dunkelkultur abnorm gestreckte Internodien und übermäßig verlängerte Blattstiele zu entwickeln, die Blätter der monokotylen ihre basalen Vegetationspunkte abnorm lange in Tätigkeit zu lassen[1]).

Die anatomische Untersuchung etiolierter Blätter macht uns zunächst mit der unvollkommenen Entwicklung des Chromatophorenapparates bekannt. Die Chlorophyllkörner sind kleiner als in normalen Zellen und vor allem nicht grün, sondern blaßgelb; man hat ihr Pigment als Etiolin bezeichnet.

Ihre Gewebestruktur wird dadurch gekennzeichnet, daß alle Differenzierungsprozesse unvollkommener sich abgespielt haben als unter normalen Existenzbedingungen; die Mesophyllschichten zeigen entweder gar keine deutliche Differenzierung in Palissaden- oder Schwammparenchym, oder die Unterschiede zwischen diesem und jenem sind nicht so ausgesprochen wie bei entsprechenden normalen Teilen. Die Epidermis hat nicht soviel Stomata wie die normale, die Behaarung wird spärlich.

Bei Untersuchung etiolierter Achsen machen sich analoge Strukturanomalien bemerkbar; die Leitbündel sind schwach entwickelt, namentlich ihr sekundärer Zuwachs fällt oft sehr schmächtig aus; die Produktion mechanischer Faserbündel bleibt hinter der normalen zurück, und die parenchymatischen Grundgewebsanteile entwickeln sich fast als homogene Masse, die keine Differenzierungen der verschiedenen Schichten oder doch nur Andeutungen der für normal entwickelte Achsen charakteristischen Unterschiede erkennen läßt[2]). Fig. 13 vergleicht die

---

1) Eingehendere Mitteilungen hierüber und über Gewächse mit abweichendem Verhalten z. B. bei PFEFFER, Pflanzenphysiologie 1904, 2. Aufl., **2**, 98ff.; JOST. Vorlesungen über Pflanzenphysiol. 1913, 3. Aufl., 409ff. u. a.

2) Viele Einzelheiten hierüber, z. B. bei KÜHLHORN, Beiträge zur Kenntnis des Etiolements, Dissertation, Göttingen 1904 und BEYRER, Beobachtungen über das Etiolement bei Wasserpflanzen (14. Jahresber. k. k Staatsoberreal.-Gymn. Tetschen a. d. Elbe 1912—13; vgl. Botan. Zentralbl. 1913, **123**, 613).

Querschnitte durch einen normal belichteten und einen etiolierten Trieb von *Solanum tuberosum*; beide Schnitte sind durch ungefähr gleich dicke Achsen geführt worden: die kollenchymatischen Lagen unter der Epidermis des normalen Triebes bleiben beim Etiolement fast ganz aus; völlig fehlt bei diesem natürlich die Ausbildung einer besonders chlorophyllreichen Zellenschicht in der Rinde; der sekundäre Zuwachs im Leitbündelgewebe ist bei dem verdunkelten Exemplar außerordentlich schwach, und die Bildung der großen Markhöhle bleibt bei ihm aus: die etiolierten Triebe bleiben massiv.

Die Ausbildung des roten Farbstoffes in den Blütenkronen und den vegetativen Teilen der Pflanze wird durch Aufenthalt im Dunkeln bei verschiedenen Gewächsen in verschiedenem Sinne beeinflußt: die Anthozyanbildung kann ausbleiben oder schwächer erfolgen als unter normalen Umständen, kann aber auch eine Steigerung erfahren oder von der Dunkelkultur unbeeinflußt bleiben[1]).

Neben den bisher beschriebenen Merkmalen der Gewebestruktur, die alle auf

a

b

Fig. 13.
Etiolement. Querschnitte durch (*a*) etiolierte und (*b*) normal entwickelte gleich starke Achsen von *Solanum tuberosum*.

1) KÜHLHORN, a. a. O. 1904, 79; dort weitere Literaturangaben.

eine Hemmung der Entwicklung hinauslaufen, begegnen uns bei Untersuchung etiolierter Achsen noch solche, die eine Steigerung des Wachstums bekunden. Namentlich die Zellen des Grundgewebes können zu auffälliger abnormer Größe heranwachsen. Das machen bereits die in Fig. 13 wiedergegebenen Querschnittsbilder klar; noch besser aber zeigen es die durch abnorm gestreckte etiolierte Internodien oder Blattstiele angefertigten Längsschnitte. Läßt man *Ranunculus repens* etiolieren, so wachsen die Blattstiele bis zum 10- und 20fachen Betrag ihrer normalen Länge heran; die Grundgewebszellen der normalen Stiele fand ich 200—300 μ, die der etiolierten 400—800 μ lang. Hieraus geht bereits ohne weiteres hervor, daß die abnorm verlängerten Internodien aus mehr Grundgewebezellen sich aufbauen als die normalen.

Eine Reihe von Pflanzen, deren etiolierte Achsen durch gesteigerte Entwicklung des Markes und der Rinde erheblich dicker werden können als die normal belichteten, hat KÜHLHORN (a. a. O.) beschrieben (*Syringa Emodi*, *S. vulgaris*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus padus* u. a.).

SCHOBER stellte fest, daß die an gestreckten etiolierten Internodien stehenden Haare aus längeren Zellen bestehen als die der normalen[1]).

Abnorm große Pollenkörner, die einkernig blieben, fand TISCHLER[2]) in den Blüten etiolierter *Potentilla*-Pflanzen. —

Wenn wir auch vorhin die bleiche Farbe der im Dunkeln erwachsenen Pflanzen unter den Merkmalen etiolierter Gewächse an erster Stelle genannt haben, so ist jene doch nicht das entscheidende Kennzeichen des Etiolements; die bleiche Farbe tritt nur bei totalem Lichtabschluß oder bei sehr bescheidenem Lichtgenuß auf; bei reichlicherem Lichtgenuß können die Pflanzen in Form und Struktur die Kennzeichen der Etiolements tragen, in der Farbe aber normal belichteten Individuen gleich oder sehr ähnlich werden. Da das Etiolement je nach dem Grad des Lichthungers, dem die Gewächse ausgesetzt worden sind, verschiedene Grade der Intensität erreichen kann, hat man auch von vollständigem und partiellem Etiolement, von ganz- und halbetiolierten Pflanzen gesprochen. Mit WIESNER werden wir alle unterhalb des Lichtgenußminimums eintretenden Veränderungen als Etiolement bezeichnen dürfen[3]). Der Übergang zwischen partiell etiolierten und deutlich normal entwickelten Pflanzen ist selbstverständlich ein allmählicher.

Im allgemeinen dürfte der Satz Geltung haben, daß das Symptom der bleichen Färbung nur bei weitgehendem Lichtmangel, die morphologischen Merkmale etiolierter Pflanzen, namentlich die Streckung der Internodien und Blattstiele auch bei geringerem Lichtmangel auftreten, und die Hemmung in der Gewebedifferenzierung auch noch da erkennbar wird, wo die äußere Gestalt der Pflanzen eine normale ist. Die bleiche Färbung und manche morphologischen Charaktere etiolierter Pflanzen sind ätiologisch auf das Fehlen spezifischer Lichtwirkungen zurückzuführen[4]),

---

1) SCHOBER, Über das Wachstum der Pflanzenhaare an etiolierten Blatt- und Achsenorganen, Dissertation, Breslau 1886.

2) TISCHLER, Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen (Arch. f. Zellforschung 1908, **1**, 33, 80).

3) WIESNER, Der Lichtgenuß der Pflanzen, Leipzig 1907, 260.

4) Vgl. FITTING, Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit. Zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, **45**, 83); dort weitere Literaturangaben.

während ihre anatomischen Kennzeichen — Vergrößerung der Zellen, Hemmung der Zellen- und Gewebedifferenzierung — mit den spezifischen Wirkungen des Lichtes nichts unmittelbar zu tun haben. Daher wird es nötig werden, zugleich mit den infolge allzuschwacher Belichtung entstandenen Gewebeanomalien auch diejenigen ähnlichen zu betrachten, die unabhängig von abnormen Lichtverhältnissen und durch Einwirkungen ganz anderer Art — namentlich durch allzu schwache Transpiration oder überhaupt durch irgendwelche die Ernährung hemmenden Umstände — entstehen. Besonders führt Kultur unter Wasser oder im dampfgesättigten Raume zur Bildung von Organen[1]), deren Gewebedifferenzierung eine unvollkommene ist, oder die überhaupt nur noch aus homogenem Gewebe sich aufbauen[2]).

Noll hat darauf aufmerksam gemacht, daß auch unter anderen — normalen und abnormen — Verhältnissen als den bei Dunkel- und Feuchtkulturen wirksamen, dieselben Wachstumserscheinungen auftreten, wie an den bei Lichtausschluß usw. kultivierten Gewächsen. So können wir mit Noll von „Hungeretiolement" sprechen, wenn die Wurzeln vom *Triticum* infolge ungünstiger, stickstoffreier Ernährung sich übermäßig verlängern. Von Hungeretiolement zu sprechen ist auch Portheims Ergebnissen gegenüber wohl gestattet; nimmt man Keimpflanzen von *Phaseolus vulgaris* einen Teil der in ihren Kotyledonen gespeicherten Vorräte (Entnahme von ½ oder 1½ Keimblättern), so tritt Streckung der Stengelteile und Reduktion der Blattspreiten ein[4]). Abnormes Längenwachstum zeigen die Rhizoiden von *Funaria* bei N-freier Kultur[5]) usw. Ähnliche abnorme Veränderungen, die vermutlich ursächlich mit Nahrungsentzug und Hunger zusammenhängen, erfahren die Organe mancher Pflanzen nach Infektion durch Parasiten — um einige Beispiele zu nennen, erinnere ich an die von *Uromyces* deformierten Euphorbien, an die von Puccinien infizierten Anemonen[6]). Wahrscheinlich setzen sich hier auch die abnorm großen Organe stets aus Zellen von abnormer Länge zusammen. Sehr auffällig ist beispielsweise die Vergrößerung der Zellen (Epidermis) bei den von *Endophyllum sempervivi* infizierten, zu abnormer Länge herangewachsenen *Sempervivum*-Blättern.

Teodoresco sah bei Kultur im kohlensäurefreien Raum seine Versuchspflanzen längere Internodien entwickeln als in CO_2haltiger Atmosphäre[7]).

1) Wiesner (Formänderungen von Pflanzen bei Kultur im absolut feuchten Raum und im Dunkeln, Ber. d. D. bot. Ges. 1891, **9**, 46) hat gezeigt, daß bei manchen Arten die Streckung nur im Dunkeln (*Taraxacum officinale*), bei anderen im Dunkeln und im dampfgesättigten Raum erfolgt (*Sempervivum tectorum* u. a.). Hand in Hand mit den äußerlich sichtbaren Veränderungen der Achsen gehen die histologischen, die in der abnormen Streckung der Zellen bestehen.

2) Über das abnorm reichliche Auftreten von Eiweißkristalloiden in etiolierten Sprossen vgl. Huber (Über das massenhafte Auftreten von Eiweißkristalloiden in Kartoffelblättern, Östr. bot. Zeitschr. 1914, **64**, 273).

3) Noll, Über das Etiolement der Pflanzen (Sitzungsber. Niederrhein. Ges. Natur- und Heilkunde, Bonn 1901).

4) Portheim, Über Formveränderungen durch Ernährungsstörungen bei Keimlingen mit bezug auf das Etiolement (Sitzungsber. akad. wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1907, **116**, Abt. 1, 1360).

5) Schöne, Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Laubmoossporen usw. (Flora 1906, **96**, 276).

6) Abbildung eines ähnlichen Falles bei Neger, Acomodacion de la planta-huésped a las condiciones de vida de un parasito (Anales de la Universidad Santiago 1896, **91**, 49; *Aecidium dichondrae*).

7) Téodoresco, Infl. de l'acide carbonique sur la forme et la struct. des pl. (Rev. gén. de bot. 1899, **11**, 445).

Ähnliche Zellenstreckung wie an etiolierten Pflanzen konnte MONAHAN[1]) durch elektrische Entladungen hervorrufen (*Raphanus sativus*). —

Die Eigentümlichkeiten, welche etiolierte Pflanzen von den bei normaler Belichtung erwachsenen Exemplaren unterscheiden, können mehr oder minder vollkommen verschwinden, wenn die im Dunkeln gezogenen Gewächse nachträglich an das Licht gebracht werden. Die gelbliche blasse Farbe wird durch eine grüne ersetzt, und auch die histologischen Charaktere können sich den normalen nähern; nach RICÔME sind die abnorm langen Zellen der gestreckten Internodien sogar imstande, sich nachträglich zu teilen[2]).

KÜHLHORN (a. a. O.) hat gezeigt, wie verschieden sich verschiedene Pflanzen hinsichtlich des Ergrünens ihrer blassen, bei Lichtabschluß entwickelten Blätter verhalten, und hat Beobachtungen darüber mitgeteilt, inwieweit das durch Verdunkelung aufgehaltene Flächenwachstum der Spreiten nach der Verbringung ans Licht noch aufgenommen und fortgeführt werden kann.

Viele Thallophyten zeigen bei der Entwicklung im Dunkeln Erscheinungen, die mit den für höhere Pflanzen beschriebenen Symptomen der Organstreckung und Zellenstreckung trotz allen Unterschieden im histologischen Bau der Gewächse weitgehende Übereinstimmung zeigen.

Meeresalgen, die im Dunkeln oder bei unzureichendem Lichtgenuß kultiviert werden, können starkes Streckungswachstum erfahren. TOBLER[3]) beobachtete dergleichen an *Antithamnion cruciatum*, *A. plumula*, *Callithamnion thuyoides* u. a. Außerdem sah derselbe Autor noch verschiedenartige andere Reaktionen bei Dunkelkulturen eintreten: Zerfall vielzelliger Algen in die einzelnen Zellen, Teilung gestreckter Zellen in isodiametrische Stücke *Dasya elegans*[4]), abnorm verlaufende Zellenteilungen u. a. m., die mit den uns hier beschäftigenden Etiolementsphänomenen nichts mehr zu tun haben.

Von den Pilzen wissen wir, daß im Dunkeln manche Anteile der Fruchtkörper und die Fruchthyphen abnorme Streckung erfahren können; die Stiele der *Coprinus*-Hüte werden auffällig lang, während ihre Hüte klein bleiben oder überhaupt nicht mehr zur Entwicklung kommen[5]). *Pilobolus* „etioliert", indem er seine Fruchthyphen abnorm verlängert, *Sphaeria velata* läßt ihren Perithezienhals erheblich länger werden als unter normalen Umständen und ähnliches mehr.

---

1) MONAHAN, The influence of electrical potential on the growth of plants (17. Jahresber. Hatch. Versuchsstation Massachusetts 1907, p. 14).

2) RICÔME, Action de la lumière sur des plantes préalablement étioleés (Rev. gén. de bot. 1902, **14**, 26). Die Blätter etiolierter, später ergrünter Pflanzen scheinen nach RICÔME auf der Oberseite weniger, auf der Unterseite mehr Spaltöffnungen zu haben als die normalen Individuen; die Palissaden werden höher, aber enger als an normalen Individuen. — Untersuchungen über Größenzunahme etiolierter Organe z. B. bei PALLADIN, Ergrünen und Wachstum etiolierter Blätter (Ber. d. D. bot. Ges. 1891, **9**, 229) und SCHÖNFELD, Über den Einfluß des Lichtes auf etiolierte Blätter (Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1914, **12**, 351; dort weitere Literaturangaben).

3) TOBLER, Über Eigenwachstum der Zellen und Pflanzenform (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **39**, 527, 542 ff.).

4) TOBLER, Zerfall und Reproduktionsvermögen des Thallus einer Rhodomelacee (Ber. d. D. bot. Ges. 1902, **20**, 351.) TOBLER, a. a. O. 1904, 552

5) Vgl. z. B. LAKON, Die Bedingungen der Fruchtkörperbildung bei *Coprinus*. (Ann. mycol. 1907, **5**, 155.)

Über den Einfluß allzu schwacher Belichtung auf Flechten vgl. z. B. BITTER[1]).

Analoge Wirkungen der Dunkelkultur werden bei Archegoniaten beobachtet.

Die Vorkeime von *Preissia commutata* lassen im Halbdunkel ihre Scheitelzellen zu langen Schläuchen auswachsen[2]).

Über die weitgehende Hemmung, welche die Differenzierung des Lebermoosthallus (*Lunularia*) bei etiolierenden Exemplaren erfahren kann, berichtet Fig. 144.

„Etiolierte", d. h. abnorm gestreckte aber normal ergrünte Farn-Prothallienfäden sah H. FISCHER[3]) bei Abschluß des Lichtes sich wickeln.

---

1) BITTER, Über die Variabilität einiger Laubflechten u. über den Einfluß äußerer Bedingungen auf ihr Wachstum (Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, **36**, 421, 466).

2) SCHOSTAKOWITSCH, Über die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen (Flora 1894, **79**, 350).

3) FISCHER, H., Licht- und Dunkelkeimung bei Farnsporen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1911, Abt. I, **27**, 60).

3. Hyperhydrische Gewebe.

Als hyperhydrisch wollen wir alle diejenigen abnormen Gewebe bezeichnen, deren Bildung auf einen Überschuß an Wasser innerhalb der Pflanze zurückzuführen ist. Dieser kann einerseits durch überreiche Wasseraufnahme, andererseits und besonders wirkungsvoll durch herabgesetzte Wasserabgabe zustande kommen. Die Verminderung der Wasserabgabe ihrerseits kann durch Zunahme des Dampfgehaltes der umgebenden Atmosphäre, durch den die Transpiration der Pflanze gehemmt wird, oder durch eine Schwächung der Transpirationsfähigkeit der Pflanze bedingt sein oder vielleicht auch durch Zerstörung der wasserabgebenden Organe veranlaßt werden.

Auch entwicklungsgeschichtlich und histologisch sind die hyperhydrischen Gewebe gut gekennzeichnet. Sie kommen vor allem durch abnorm starke Vergrößerung der betroffenen Zellen zustande, die bei diesem Wachstum an plastischen Stoffen meist sehr auffällig verarmen: der Plasmabelag wird meist dünn, die Chloroplasten — falls solche vorhanden — schwinden oft völlig. Die Membranen der hyperhydrischen Zellen sind gewöhnlich sehr zart, die von ihnen gebildeten Gewebe sind daher dem Vertrocknungstod besonders stark ausgesetzt. Mit Chlorzinkjod färben sie sich in den von mir untersuchten Fällen blau[1]). Die Kontaktflächen zwischen benachbarten Zellen werden bei Entstehung hyperhydrischer Gewebe mehr und mehr reduziert, die Interzellularräume werden abnorm groß, so daß das Gewebe durch die in ihnen festgehaltene Luft den für die hyperhydrischen Bildungen charakteristischen schneeigen Glanz bekommt, und schließlich kann dieses in seine einzelnen Zellen sich zerlegen. Stehen bei der Produktion eines hyperhydrischen Gewebes besonders reichliche Mengen plastischer Stoffe zur Verfügung, so kann auf das abnorme Wachstum der Zellen auch Zellenteilung folgen, die Verarmung des Plasmaleibes hinausgeschoben werden und die Chromatophoren der Zellen sogar eine geringe Vermehrung erfahren. In allen Fällen sind die hyperhydrischen Gewebe hinfällige und kurzlebige Gebilde.

a) Lentizellen- und Rindenwucherungen.

Stellt man Stecklinge von Weiden, Pappeln, Hollunder usw. ins Wasser oder in feuchte Luft, so bilden sich bekanntlich an den Lentizellen der Zweigstücke mehr oder minder umfangreiche, meist äußerst locker gebaute, weiße Gewebehäufchen (vgl. Fig. 14), die aus der Lentizellenöffnung

1) Abweichendes mikrochemisches Verhalten beschreibt SCHILLING (1915, s. u. S. 35 Anm. 1) für die von ihm erzeugten Gewebeanomalien.

vorzuquellen scheinen „comme une pâte pressée", wurmartig, prismen- oder kegelförmig sich gestalten und allmählich über 1 cm lang werden können. Diese längst bekannten[1]) Wucherungen hat SCHENCK[2]) zuerst an den submers vegetierenden Teilen von *Salix viminalis* näher untersucht: während die Luftlentizellen von einer Kappe brauner, abgestorbener Füllzellen bedeckt waren, fand SCHENCK, „daß sich aus den submersen Lentizellen ein weißes spongiöses Gewebe in Form eines dünnen, bis 2 mm hohen Plättchens entwickelt". Ähnliche Beobachtungen sammelte SCHENCK an



Fig. 14.
Lentizellenwucherungen. Junge Ulme im Frühjahr in Wasser gestellt. Nat. Gr. Nach v. TUBEUF.

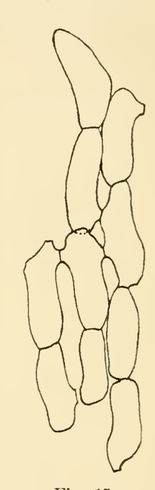


Fig. 15.
Lentizellenwucherungen. Einige Zellen aus einer Wucherung von *Prunus spinosa*. Nach DEVAUX.

Eupatorium cannabinum, *Bidens tripartitus* und verschiedenen anderen Gewächsen; ihre Verbreitung ist aber ganz erheblich weiter als SCHENCK wohl meinte, wie sogleich zu zeigen sein wird.

Die anatomische Untersuchung der weißen Gewebehäufchen liefert in allen Fällen das nämliche Bild: die Wucherungen bestehen stets aus

1) DE CANDOLLE, Mém. s. l. lenticelles des arbres et le dével. d. racines qui en sortent (Ann. Sc. Nat. 1826, **7**); MOHL, Sind die Lentizellen als Wurzelknospen zu betrachten? (Flora 1832, **15**, 65).

2) SCHENCK, Über das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe (Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, **20**, 566).

gleichartigen Elementen, aus rundlichen oder gestreckten, dünnwandigen, farblosen Zellen, die große Interzellularräume zwischen sich frei lassen, oft nach Art der Sternparenchymzellen nur mit den Spitzen kurzer Vorsprünge miteinander in Berührung stehen (vgl. Fig. 15), stellenweise sogar jede feste Verbindung untereinander aufgeben und als isolierte Elemente in lockerer Schichtung den Gruppen der noch verbundenen Zellen aufgelagert sind. Die einzelnen Zellen sind stets chlorophyllfrei, haben einen spärlichen Plasmabelag und klaren, reichlichen Zellsaft.

Was die Entwicklungsgeschichte der Lentizellenwucherungen betrifft, so spielen sich während ihrer Entstehung ganz ähnliche Vorgänge ab, wie im Verlauf der normalen Lentizellenontogenese. Devaux hat hierauf treffend hingewiesen[1]). Die Veränderungen, welche das Gewebematerial der Lentizellen erfährt, bestehen in mehr oder minder starkem Wachstum der Zellen vornehmlich in radialer Richtung. Die Zellen des Phelloderms strecken sich ganz ähnlich wie sie es beim normalen Vorgang der Füllzellenproduktion tun, nur wachsen sie zu erheblich stattlicheren Dimensionen heran als bei dieser. Dieser Wachstumsvorgang macht sich zuerst bei den äußersten Schichten bemerkbar und schreitet mehr und mehr nach innen vor. Spielt sich der ganze Vorgang schnell ab, so hat es nach Devaux mit dem abnormen Wachstum sein Bewenden; bei langsamerem Fortschreiten können die Zellen je eine oder zwei Teilungen erfahren. So entstehen wurstähnlich gestreckte Zellen, die an ihren Längswänden oft jede feste Verbindung untereinander aufgeben und nur noch an den Tangentialwänden miteinander verbunden bleiben. Sie bilden lose, parallel zu einander und radial orientierte Zellenreihen, die an der Oberfläche der Lentizellenwucherung in flachen Springbrunnkurven sich vorwölben und oft in ihre einzelnen Elemente zerfallen. In anderen Fällen bleibt die Streckung in radialer Richtung aus: die Zellen bleiben kugelig.

Das Maß der hypertrophischen Vergrößerung ist nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern oft auch bei Lentizellen der nämlichen Spezies ungleich. Zuweilen ist das Wachstum der einzelnen Zellen ein sehr geringes: die Veränderungen des Lentizellengewebes bestehen dann hauptsächlich in einer Auflockerung oder in völliger Mazeration bestimmter Schichten. Inwieweit äußere Faktoren das Maß des hypertrophischen Wachstums beeinflussen, wurde noch nicht näher geprüft.

Die pathologische Umwandlung schreitet nach Devaux bis zu den innersten Lagen des Phelloderms vor oder erreicht sogar das hinter diesem liegende Rindengewebe. Nunmehr bildet sich eine neue meristematische Schicht — im ersten Fall aus den innersten Schichten des Phelloderms, im anderen aus der Rinde —, welche sehr wenig Phelloderm, nach außen aber zahlreiche Zellen liefert, die dieselbe Form annehmen, wie die abnorm herangewachsenen Phellodermzellen.

---

1) Vgl. Devaux, Rech. s. l. lenticelles (Ann. Sc. Nat. Bot. 1900, sér. VIII, **12**, 139). Weitere Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Lentizellenwucherungen (Korkbildung in diesen u. a.) bei Wisniewski, Über Induktion von Lentizellenwucherungen bei *Ficus* (Bull. Acad. Sc. Cracovie, ser. B, 1910, 359) und Schilling, E., Über hypertrophische und hyperplastische Gewebewucherungen an Sproßachsen, verursacht durch Paraffine (Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, **55**, 177). Schillings Arbeit erschien erst während des Druckes dieses Buches, ihr Inhalt konnte daher in ihm nur hier und da noch verarbeitet werden.

Die Entwicklungsdauer der Lentizellenwucherungen kann sehr erheblich sein: bei Laboratoriumsversuchen kann man sie monatelang am Leben und bei dauerndem Wachstum halten.

Lentizellenwucherungen der beschriebenen Art haben im Pflanzenreich außerordentlich weite Verbreitung: lentizellentragende Wurzeln und Sprosse bilden gleiche Wucherungen; die Lentizellen der Kartoffelknollen, die Lentizellen der blattbürtigen Gallen der weidenbewohnenden *Pontania salicis* usw. lassen sich leicht zur Wucherung bringen. Das Alter des betreffenden lentizellentragenden Organes ist dabei gleichgültig: junge Triebe von *Populus*, *Catalpa*, *Solanum tuberosum* u. a. sah ich bei Kultur im feuchten Raume schon in nächster Nähe der wachsenden Sproßspitzen Lentizellen und Lentizellenwucherungen entwickeln.

Sowohl die Lentizellen des lockeren, als auch die des dichten Typus, dessen Füllzellen im Prinzip schon unter normalen Verhältnissen ganz ähnliche Veränderungen durchmachen, wie sie abnorm gesteigert bei den Lentizellenwucherungen sich wiederholen, sind zur Bildung der beschriebenen Wucherungen befähigt.

Über die Gewächse, bei welchen bisher Lentizellenwucherungen beobachtet worden sind, geben namentlich die Arbeiten von v. Tubeuf, Devaux und Schilling (a. a. O.) Aufschluß.

Devaux beobachtete hypertrophierte Lentizellen an den Sproßteilen folgender Pflanzen:

Ampelopsis quinquefolia,
Acer negundo,
Alnus glutinosa,
Broussonetia papyrifera,
Coriaria myrtifolia,
Cydonia vulgaris,
Diervilla grandiflora,
Daphne gnidium,
D. laureola,
Fraxinus excelsior,
Ficus carica,
F. elastica,
Gleditschia triacanthos,
Hedera helix,
Juglans regia,
Jasminum officinale,
Ligustrum vulgare,
Marsdenia erecta,
Morus alba,
Pelargonium zonale,
Platanus vulgaris,
Pirus communis,
P. malus,
Prunus div. sp.,
Quercus pedunculata,
Ribes rubrum,
Robinia pseud-acacia,
Salix div. sp.
Sambucus nigra,
Spiraea lanceolata,
Syringa vulgaris,
Tilia silvestris,
Ulmus campestris,
Weigelia rosea,

sowie an folgenden Wurzeln:

Aralia Sieboldii,
Cydonia vulgaris,
Crataegus oxyacantha,
Fraxinus excelsior,
Ficus carica,
Ligustrum vulgare,
Monstera deliciosa[1]),
Pandanus utilis,
Phoenix dactylifera[2]),
Prunus spinosa,

1) Vgl. auch Weisse, Über Lentizellen und verwandte Durchlüftungseinrichtungen bei Monokotylen (Ber. d. D. bot. Ges. 1907, **15**, 303, 308).

2) Wieler, Die Funktion der Pneumathoden und des Aërenchym (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, **32**, 503).

Pr. avium,
Populus alba,
Quercus pedunculata,
Qu. suber,
Robinia pseud-acacia,
Salix caprea,
Solanum dulcamara,
S. tuberosum[1]),
Sambucus nigra,
Ulmus campestris;

die Hypertrophien bleiben dagegen nach DEVAUX aus an den Sprossen von

Araucaria Cunninghami,
Abies balsamea,
A. cephalonica,
A. excelsa,
Buxus sempervirens,
Cedrus libani,
Crataegus oxyacantha,
Corylus avellana,
Cupressus fastigiata,
Larix europaea,
Myrica gale,
Pinus silvestris[2]),
P. maritima,
P. pinea,
Rhus cotinus,
Rh. glabra,

und an den Wurzeln von

Aesculus hippocastanum,
Castanea vulgaris,
Cupressus fastigiata,
Evonymus europaea,
Juglans regia,
Sarothamnus scoparius,
Tilia silvestris.

Wie DEVAUX bereits andeutet, werden seine Berichte über negative Resultate im einzelnen vielleicht noch einer Korrektur bedürfen.

Von den Gymnospermen ist *Ginkgo* hier nachzutragen, dessen Lentizellen ZACH[3]) wuchern sah, wenn die Versuche vor dem Ausschlagen der Blätter dem Baume entnommen werden; nach Entfaltung des Laubes war es nicht mehr möglich, Wucherungen hervorzurufen[4]).

Ob auch die Staubgrübchen der Zyatheazeen und Marattiazeen[5]) zur Bildung von analogen Wucherungen gebracht werden können, ist noch nicht untersucht worden.

Die Frage nach den Bedingungen, unter welchen die Lentizellenwucherungen sich bilden, ist schon wiederholt behandelt worden.

Daß die Entstehung der in Rede stehenden Hypertrophien mit den Wirkungen des Wassers zusammenhängt, ist schon den ersten Beobachtern dieser Bildungen klar geworden. Eingehende experimentelle Prüfung nahmen erst v. TUBEUF und später DEVAUX vor. Ihre Resultate kann ich bestätigen und durch eigene Beobachtungen ergänzen.

Pappelzweige u. a., die in Wasser gestellt werden, bedecken sich nicht nur an dem benetzten Teile, sondern auch über dem Wasserspiegel mit Lentizellenwucherungen. v. TUBEUF hat sich bereits die Frage gestellt, ob hier ein vom Wasser ausgehender Reiz nach oben fortgeleitet wird, oder ob schon die Wirkung der feuchten Luft dieselben Wucherungen

1) DEVAUX meint die Knollen (s. o.).
2) Vgl. DEVAUX, a. a. O. 10.
3) ZACH, Zur Kenntnis hyperhydrischer Gewebe (Österr. bot. Zeitschr. 1908, **58**, Nr. 7/8).
4) Hieraus erklären sich offenbar die Mißerfolge anderer Autoren (TUBEUF, a. a. O. 1898; KÜSTER 1903, 1. Aufl., 78).
5) HANNIG, Über die Staubgrübchen an den Stämmen und Blattstielen der Zyatheazeen und Marattiazeen (Bot. Zeitg. 1898, **56**, 9).

entstehen läßt, wie sie sich an den vom Wasser berührten Teilen bilden. Übereinstimmend haben v. Tubeuf und Devaux festgestellt, daß der die Lentizellen umspülende Wasserdampf es ist, der die Zellen zum Wachstum anregt. Berührung mit flüssigem Wasser ist somit nicht erforderlich, es genügt bereits, Zweigstücke in einem abgeschlossenen, dampfgesättigten Raume unterzubringen, um Lentizellenwucherungen entstehen zu sehen.

Während bei Stecklingen der Weide die Lentizellen unter Wasser noch üppiger wuchern als in feuchter Luft und bei anderen Arten über und unter dem Wasserspiegel ungefähr gleich starke Wucherungen zustande kommen, gibt es eine Reihe von Gewächsen, an deren Stecklingen die Bildung der Wucherungen in feuchter Luft schneller und reichlicher vor sich geht als unter Wasser. Ja es sind sogar Fälle nicht selten, in welchen die Wucherungen unter Wasser ganz oder fast ganz ausbleiben, unter der Einwirkung des Wasserdampfes aber reichlich sich bilden; die Berührung mit flüssigem Wasser hemmt hier die Bildung der Wucherung. Sehr deutlich wird der Unterschied zwischen benetzten und unbenetzten Teilen, z. B. an Stecklingen von *Catalpa syringifolia*, die nur in feuchter Luft ihre weißen Häufchen bilden; ähnlich verhalten sich Stecklinge von *Syringa* u. a. Unter Wasser unterbleibt die Wucherung ferner an den Wurzellentizellen verschiedener *Acer*-Arten, während in feuchter Luft ihr Gewebe außerordentlich lebhaft reagiert. Zu nennen sind ferner die Lentizellen der Kartoffelknolle, die nach mehrwöchentlichem Aufenthalt in feuchter Luft Lentizellenwucherungen bilden, unter Wasser jedoch niemals[1]), u. a. m.

Die Vermutung liegt nahe, daß in den angeführten Fällen die Wucherung des Lentizellengewebes wegen mangelhafter Sauerstoffversorgung unter dem Wasserspiegel nicht eintreten kann. In dieser Annahme unterstützen mich auch Beobachtungen an Stecklingen von *Syringa*, *Evonymus* u. a., bei welchen die Lentizellen oft besonders reichlich in der Nähe der Schnittfläche wuchern — vermutlich weil die Versorgung mit Luft die günstigsten Bedingungen schafft. Andererseits haben Wisniewskis Mitteilungen gezeigt, daß nach Bestreichen der Sprosse mit luftundurchlässigen (bzw. schwach durchlässigen) Medien, wie Paraffinum liquidum an den Zweigen von *Ficus elastica* und *F. australis* Lentizellenwucherungen entstehen[2]).

---

1) Anscheinend verhalten sich verschiedene Rassen der Kartoffeln verschieden, wenigstens bemühte ich mich oft vergebens, bei Feuchtkultur der Knollen Lentizellenwucherungen zu erhalten, während in anderen Fällen — bei anscheinend gleichen äußeren Bedingungen — ihre Bildung sehr reichlich erfolgte.

2) Wisniewski 1910, a. a. O.; der Autor scheint eine besondere Wirkung des Paraffins bei diesen Reaktionen nicht für ausgeschlossen zu halten; gleichwohl vermute ich, daß auch bei seinen Versuchen das wesentliche Moment in der Herabsetzung der Transpiration liegt, die durch das Bestreichen mit Paraffin herbeigeführt wurde. Wisniewski erhielt in feuchter Luft (ohne Paraffinbehandlung) keine Wucherungen; man vergleiche indessen Devaux (s. o.). An *Myriocarpa* erhielt Taub (Beiträge zur Wasserausscheidung und Intumeszenzbildung bei Urtikazeen; Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1910, **119**, Abt. I, 667, 685) Lentizellenwucherungen durch Bestreichen der Stengel mit Maschinenöl. Eingehende Behandlung hat die Frage nach der Wirkung des Paraffinstrichs in der neuen Arbeit von Schilling (1915, a. a. O.) gefunden; auch dieser Autor nimmt an, daß eine spezifische Wirkung der chemischen Eigenschaften des Paraffins nicht im Spiele sei, und bei Entstehung hyperhydrischer Gewebe unter der Paraffindecke die Behinderung der Transpiration die maßgebende Rolle spiele. Bei den von Schilling beschriebenen Reaktionen der Gewebe auf die Paraffinbehandlung

Erneute Untersuchung der Lentizellenwucherungen nach ätiologischen Gesichtspunkten wäre erwünscht.

* * *

Beobachtet man längere Zeit hindurch das Verhalten von Stecklingen verschiedener Art im dampfgesättigten Raume, so stellt sich heraus, daß die Bildung der beschriebenen Lentizellenwucherungen nur die erste der Umwandlungen darstellt, welche ihre Gewebe unter dem Einfluß der feuchten Luft erfahren. Die Bildung der Lentizellenwucherung kann nicht nur, wie wir bereits vorhin hörten, in radialer Richtung über die Grenzen des eigentlichen Lentizellengewebes hinausgehen und in die Rinde sich fortsetzen, sondern auch in der Richtung parallel zur Oberfläche des Stengels ins Rindengewebe übergreifen. Bei manchen Arten erweitern sich die Lentizellen zu längs verlaufenden Rißwunden, die das Rindengewebe des Stecklings stellenweise bloßlegen, und die sich zu Spalten von mehreren Zentimetern Länge und bis zu 1 cm Breite vergrößern können. Gleichzeitig schwillt dabei die Rinde mächtig auf. Alle diese Symptome kommen durch dieselben Veränderungen der Rindenzellen zustande, wie die Lentizellenwucherungen. Wir wollen im folgenden bei Schilderung dieser Wachstumserscheinungen kurz von Rindenwucherung sprechen.

Diejenige Pflanze, bei der ich experimentell die weitaus umfänglichsten Rindenwucherungen erzielen konnte, ist *Ribes aureum*. Da diese Spezies als Unterlage für hochstämmige Stachel- und Johannisbeeren Verwendung findet, und da ferner bei ihr auch ohne gewaltsame experimentelle Eingriffe in der freien Natur die geschilderten Wucherungen sich beobachten lassen, haben die Praktiker dieser Rindenkrankheit, die SORAUER als „Wassersucht“ (oder Ödem) bezeichnet, schon wiederholt ihre Aufmerksamkeit geschenkt. Sie entstehen nach der üblichen Frühjahrsveredelung unmittelbar unter der Veredelungsstelle oder weiter unten in der Nähe der Augen oder der aus ihnen hervorgegangenen Seitentriebe[1]). Ebenso wie in den Kulturen des Praktikers entstehen die Wucherungen auch bei dem beschriebenen Stecklingsversuch vorzugsweise an zwei- oder mehrjährigem Holze. An einjährigen Sproßstücken habe ich bei meinen Versuchen immer nur wenig ausgedehnte Wucherungen und auch diese sehr viel seltener beobachtet als die sehr umfangreichen, die älteres Holz zu bilden imstande ist.

Wie aus Fig. 16 ersichtlich, bilden sich an den erkrankten Zweigen beulige Auftreibungen, die anfangs noch von der Korkhülle bedeckt sind, später aber in klaffenden Rissen ihr Inneres bloßlegen. Es entstehen Wunden von wachsender Länge und Breite, bis schließlich das geschwollene Rindengewebe abstirbt und zusammensinkt. Ringsherum an seinem ganzen Umfang kann sich der erkrankte Zweig auf diese Weise an manchen Stellen seiner äußeren Gewebelagen entledigen.

Fig. 17 stellt einen Querschnitt durch eine beulige, noch von Kork bedeckte Rindenwucherung dar. Die parenchymatischen Zellen der Rinde sind durch ergiebiges Wachstum in radialer Richtung zu langen schlauch-

---

kombinieren sich, wie es scheint, die Wirkungen der verminderten Wasserabgabe mit den der Verwundung, die durch das Absterben einzelner Zellen und Zellengruppen in den behandelten Organen zustande kommt.

1) Vgl. bes. SORAUER, Handb. d. Pflanzenkrankh. 1909, 3. Aufl., **1**, 335 ff.

förmigen Zellen von verschiedener Form und Größe herangewachsen, ihre Länge erreicht hier und da das 10- und 12fache der Breite. Auch wenn sich zwischen die radial orientierten Schläuche tangential gestreckte Elemente eingestreut finden, so handelt es sich doch auch bei ihnen um Zellen, die sich in radialer Richtung gestreckt haben, aber durch die Raumverhältnisse in andere Lage gebracht worden sind. Auch die Zellen der Rindenmarkstrahlen nehmen an dem hypertrophischen Wachstum teil. Wichtig ist, daß die Zellen der innersten jüngsten Rindenschichten und der älteren Jahrgänge an dem abnormen Wachstum teilnehmen können.

Untersucht man jugendliche Rindenbeulen auf Querschnitten, so zeigt sich, daß das Rindengewebe

Fig. 16.

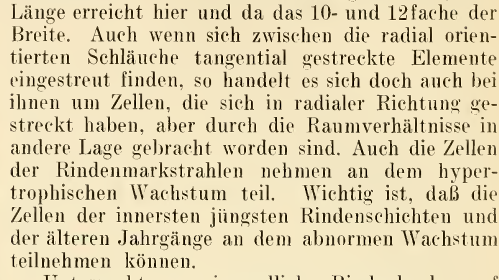


Fig. 17.

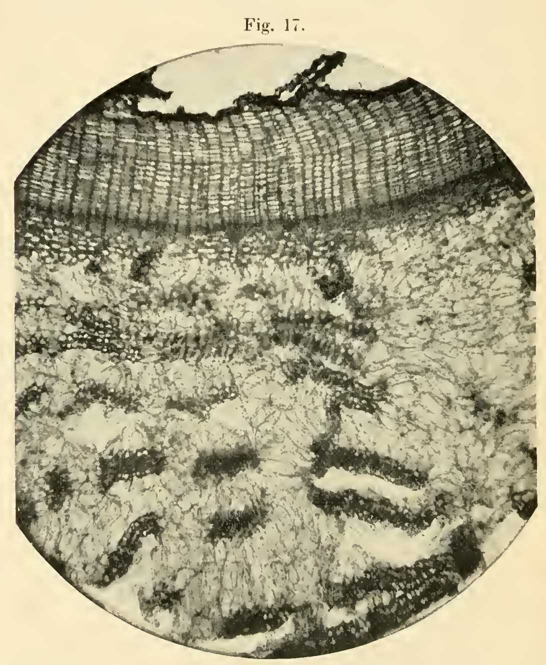


Fig. 16.
Rindenwucherungen an einem mehrjährigen Zweigstück von *Ribes aureum*. Nat. Gr.

Fig. 17.
Rindenwucherung. Querschnitt durch die Rinde eines wie beulig aufgetriebenen Zweiges von *Ribes aureum*, oben Kork, darunter das aus stark vergrößerten Parenchymzellen und fragmentierten Gruppen unveränderter Anteile bestehende Rindengewebe[1]).

1) Nach einem Präparat des Herrn G. Yamada.

durch lange, tangentiale Spalten sich zerklüftet; diese folgen im allgemeinen den Bändern, welche die Kristallkammerfasern in der *Ribes*-Rinde bilden.

Alle hypertrophierten Elemente sind völlig oder nahezu farblos geworden; das Chlorophyll ist verschwunden, der feste Zusammenhang zwischen den Rindenzellen verloren gegangen; überall werden diese durch große Interzellularräume voneinander getrennt, deren Luftgehalt dem bloßgelegten Rindengewebe seinen schneeigen Glanz gibt; stellenweise zerfällt das Gewebe völlig in seine einzelnen Elemente. Die Membran der Zellen ist äußerst zart, der Inhalt besteht aus einem spärlichen Plasmabelag und einem großen klaren Zellsaftraum. Die Rindenwucherungen bestehen somit aus einem Gewebe, das in allen wesentlichen Punkten mit dem der wuchernden Lentizellen übereinstimmt.

Zwischen den stark vergrößerten Parenchymzellen voll entwickelter Rindenwucherungen liegen Gruppen prosenchymatischer Elemente und Kristallkammerfasern, die an der Vergrößerung nicht teilnehmen.

Je nach dem Grade der Erkrankung sind die makroskopisch wahrnehmbaren Symptome wie der histologische Befund verschieden. Bei sehr stark aufgetriebenen Rinden sah ich auch die jugendlichen Peridermzellen in gleicher Weise wie die des Rindenparenchyms sich strecken und zu radial orientierten Schläuchen auswachsen, die Zellen des Korkmeristems scheinen bei *Ribes aureum* unverändert zu bleiben[1]). Dem Wachstum der Zellen folgt auch hier Zerfall des Gewebes in seine einzelnen Elemente. Zuweilen kombiniert sich bei *Ribes* die hypertrophische Schwellung der Rinde mit abnormem Holzzuwachs, dessen Zellen kurz und parenchymatisch sind und ebenfalls in radialer Richtung gestreckt sein können. —

Ähnliche Wucherungen wie an den Stecklingen von *Ribes* entstehen ferner beispielsweise an der Kartoffelknolle. Zuerst bilden sich beim Aufenthalt im feuchten Raume die schon erwähnten Lentizellenwucherungen, dann aber hypertrophieren auch die Zellen in der Nachbarschaft der Lentizellen. Die Korkdecke springt in radialen Rissen auf, wird ein wenig abgehoben, und es entstehen rundliche Wunden mit bis $^1/_2$ cm großem Durchmesser, in welchen großzelliges, kristallinisch glänzendes Rindengewebe sichtbar wird. Schließlich vereinigen sich die von benachbarten Lentizellen ausgehenden Wucherungsfelder, so daß schließlich hier und da sich kleine Schalenstückchen von der Kartoffelknolle spontan ablösen. — Die hypertrophierten Zellen gleichen im wesentlichen den beschriebenen der *Ribes*-Stecklinge. Der normale Stärkegehalt der Kartoffelknollenzellen ist anscheinend bei dem starken Wachstum verbraucht worden; jedenfalls enthalten die hypertrophierten Zellen gar keine Stärke mehr oder nur noch geringe Reste.

Bei *Sambucus nigra* geht die Sprengung der Rinde von den Lentizellen aus; auch hier nehmen die jugendlichen Korkzellen an dem hypertrophischen Wachstum teil, doch sah ich bisher nicht so lange Schläuche aus ihnen werden, wie bei *Ribes*. Auch Stecklinge von *Ginkgo biloba* erzeugen Rindenwucherungen; die Sprosse von *Rosa*, sowie das Hypokotyl

1) Vgl. SCHILLING 1915, a. a. O. (Mitteilungen über das Verhalten der Periderm-, Pellogen- und Phellodermzellen nach Paraffinbehandlung; vgl. dazu oben S. 35 Anm. 1).

von *Phaseolus vulgaris*[1]), die Sprosse von *Vitis*[2]), *Pirus malus* und *P. communis*[3]) und zweifellos noch sehr vieler anderer Gewächse erzeugen Rindenwucherungen, wenn sie der Einwirkung hinreichend feuchter Luft ausgesetzt werden.

Auch bei Pflanzen, die spontan an besonders wasserreichen Standorten gefunden werden, begegnen uns an den submersen Achsenstücken die nämlichen Rindenwucherungen in Gestalt der von LEWAKOFFSKI und SCHENCK[4]) beschriebenen schwammigen Gewebsmäntel (*Lythrum salicaria*, *Epilobium hirsutum*, *Lycopus europaeus* u. a.), deren Entwicklung SCHENCK näher verfolgt hat. An den geschwollenen Triebstücken sind die Rindenzellen abnorm vergrößert und überdies die Produkte des Korkmeristems zu langen, in radialer Richtung gestreckten Schläuchen ausgewachsen, die ebenso wie die Rindenzellen große Interzellularräume zwischen sich frei lassen; im wesentlichen wird also bei den genannten Pflanzen durch die Berührung mit Wasser eine ähnliche Gewebsbildung veranlaßt, wie bei unseren *Ribes*-Stecklingen in feuchter Luft. Das lockere, vom Korkmeristem gelieferte Gewebe nennt SCHENCK Aërenchym: „das Phellogen obiger Sumpfgewächse besitzt zweierlei Anlagen, und je nach der Beschaffenheit des Mediums wird die eine oder die andere zur Entwicklung gebracht.“ —

Eine nähere Untersuchung der verschiedenen Rindenwucherungen[5]) dürfte wohl noch mit manchen beachtenswerten histologischen Details bekannt machen, obschon im wesentlichen sich immer die nämlichen Symptome wiederholen: Streckung der parenchymatischen Elemente der Rinde, vorzugsweise in der Richtung des Radius, zu dünnwandigen Schläuchen bei gleichzeitigem Schwund der Inhaltskörper (Stärke, Chlorophyll)[6]).

Wahrscheinlich gehören in diesen Zusammenhang die Symptome der

1) Leider macht SORAUER keine näheren anatomischen Angaben. Vielleicht sind die von ihm beobachtenden Veränderungen identisch mit den von PERSEKE (Formveränderungen der Wurzel in Wasser und Erde, Dissertation, Leipzig 1877) beschriebenen.

2) MOLZ, Untersuchungen über die Chlorose der Reben (Zentralbl. f. Bakt. 1908, Abt. II, **20**, 80).

3) Vgl. d. Jahresber. d. Schles. Zentralvereins f. Gärtner und Gartenfreunde, Breslau 1881; ferner ATKINSON, Oedema on apple trees, Rep. Agr. Exp. Stat. Ithaca, N. Y. 1893, 305, sowie SORAUERS Angaben über Streckung der Rindenzellen (Über Frostschorf an Äpfel- und Birnstämmen. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1891, **1**, 137). — Eine weitere Mitteilung SORAUERS (Nachweis der Verweichlichung der Zweige unserer Obstbäume durch die Kultur. Ibid. 1892, **2**, 142) läßt vermuten, daß die Rindenzellen am sog. Fruchtholz des Birnbaums empfindlicher sind und im Experiment leichter zur Bildung hyperhydrischer Wucherungen zu bringen sein werden, als die Rinde anderer Äste derselben Spezies. Vgl. auch SORAUER, Handb. d. Pflanzenkrankh. 1909, 3. Aufl., **1**, 338.

4) LEWAKOFFSKI, Über den Einfluß des Mediums auf die Form der Pflanzen (vgl. Bot. Jahresber. 1873, **1**, 594); SCHENCK 1889, a. a. O.

5) Neue Beiträge bei SCHILLING 1915, a. a. O. (s. o. S. 35 Anm. 1).

6) Vielleicht werden sich auch noch Pflanzen finden, bei welchen die Zellen der Rinde unter dem Einfluß des Wassers oder der feuchten Luft nicht nur zum Wachstum, sondern auch zur Teilung angeregt werden, wie die Zellen mancher Lentizellen (s. o.) — bestimmte Ernährungsverhältnisse der Versuchspflanze vorausgesetzt. Reichliche Teilungen der Rindenparenchym- und Kollenchymzellen beobachtete SCHENCK (a. a. O. 568) an den submersen Teilen des Stengels von *Artemisia vulgaris*. Vgl. auch SCHILLING 1915, a. a. O. — Daß auch bei anderen Formen hyperhydrischer Gewebe auf abnormes Zellenwachstum oftmals Teilungen folgen, wird namentlich noch im folgenden Abschnitt hervorzuheben sein.

namentlich von SORAUER studierten Lohekrankheit[1]), welche die Zweige und besonders die Wurzeln von *Pirus malus* und *Prunus cerasus* befällt und durch abnormen Wasserreichtum der Gewebe bedingt wird. An den kranken Organen werden Auftreibungen sichtbar, an welchen nach dem Eintrocknen ein lohefarbenes, rotgelbes oder braunes Pulver erscheint. Die anatomischen Veränderungen gleichen den vorhin geschilderten: radiale Streckung der Rindenzellen, Lockerung des Gewebes und schließlich Isolierung der einzelnen Zellen. Die Elemente des Xylems können in derselben Weise alteriert erscheinen, wie es für *Ribes* zu schildern war. Durch Korkbildung werden die erkrankten Teile der Rinde isoliert und zu Borke verwandelt. Mit Bezugnahme auf die Kirsche nennt SORAUER[2]) die Lohekrankheit eine abnorme Steigerung des normalen Lentizellenbildungsvorganges; es entstehen so zahlreiche und ausgebreitete Füllkorkpolster dicht nebeneinander, daß diese miteinander verschmelzen, die Epidermis in zusammenhängenden, größeren Fetzen abstoßen und als gleichmäßige, einen großen Teil des Zweigumfanges bekleidende sammetige Fläche zutage treten. Die äußeren Lagen der Füllkorkpolster sind so locker, daß die peripherischen Zellen bei trockener Luft durch geringe Stöße aus ihrem Verband sich lösen. Bis 20 Schichten solcher „Füllzellen" wurden von SORAUER bei *Prunus cerasus* beobachtet.

Ähnliche pathologische Veränderungen treten zweifellos auch an den Wurzeln mancher anderer Pflanzen auf, wenn auch vielleicht unter abweichenden Bedingungen als an den oberirdischen Teilen der Pflanze, die bei normalen Entwicklungsbedingungen dem nassen Element nicht so stark ausgesetzt zu sein pflegen, wie die Wurzeln.

Ich rechne hierher die von FRANK an *Vicia faba* nach Kultur in allzu wasserreichem Boden beobachteten Wurzelwucherungen[3]). Im übrigen sind wir über Wucherungen der Wurzelrinde bisher erst sehr unvollkommen unterrichtet. —

Die Frage nach den äußeren Faktoren, unter deren Einwirkung Rindenwucherungen entstehen, hat SORAUER schon behandelt und auf experimentellem Wege beantwortet[4]). Die Causa morbi ist, wie aus dem Gesagten bereits hervorgeht, Wasserüberschuß.

Bei meinen Versuchen mit *Ribes aureum* verfuhr ich in der Weise, daß Stecklinge von mehrjährigen Trieben in ein Gläschen mit Wasser gestellt und samt diesem in feuchte Luft gebracht wurden. Schon vor Ablauf von 14 Tagen entstehen an den über Wasser befindlichen Teilen die beschriebenen Schwellungen und die ersten Risse, nach etwa 4 Wochen sind umfangreiche Wucherungen und klaffende Wunden sichtbar. Unter Wasser dagegen bleibt das Rindengewebe im wesentlichen normal. Ähnlich wie *Ribes*-Stecklinge verhielten sich Kartoffelknollen: auch bei ihnen entstanden die Rindenwucherungen nur in feuchter Luft, nicht unter Wasser. Bei *Sambucus* und *Ginkgo* beobachtete ich auch an dem benetzten Teil oft energische Schwellungen. Die Beobachtungen an Kartoffelknollen beweisen zugleich, daß auch unverletzte Organe Rindenwucherungen bilden können. Da nichts davon bekannt ist, daß Kartoffelknollen im feuchten Boden Rindenwucherungen bilden, da ferner an den im Wasser liegenden

---

1) SORAUER 1909, a. a. O., 210.
2) SORAUER 1909, a. a. O., 217, 218.
3) FRANK, Krankheiten der Pflanzen 1895, 2. Aufl., **1**, 259.
4) SORAUER, Handb. d. Pflanzenkrankh. 1909, 3. Aufl., **1**, 335.

Knollen die Wucherungen ausbleiben, und die submersen Teile von *Ribes*-Stecklingen ihre normale Rindenstruktur beibehalten, läßt sich wenigstens für diese Objekte annehmen, daß reichliche Luftzufuhr zu den Bedingungen der Rindenwucherung gehört.

Wie für die Bildung der Lentizellenwucherungen, hat auch für das Zustandekommen der Rindenwucherung das Alter der Gewebe anscheinend keine prinzipielle Bedeutung.

Daß Rindenwucherungen, die den beschriebenen ähnlich sind, auch unabhängig von Transpirationshemmung und Wasserüberschuß produziert werden können, ist nicht zu bezweifeln. KLEBAHN hat Bildungen solcher Art bei *Syringa* gefunden, bei der die Rindenwucherungen in der Nähe pilzinfizierter Stellen sich zeigen[1]).

b) Intumeszenzen.

Wenn die Zellwucherungen, die bei *Ribes* u. a. zu einer totalen Veränderung umfänglicher Gewebeflächen führten, nur an eng begrenzten Stellen auftreten, so entstehen kleine Pusteln (Fig. 18), die wir mit SORAUER als Intumeszenzen bezeichnen wollen. Die Wachstumsvorgänge, durch welche sie zustande kommen, sind im wesentlichen dieselben wie bei den oben erörterten Rindenwucherungen; die Beschaffenheit der einzelnen Zellen der Intumeszenzen gleicht im allgemeinen der bei den Rindenwucherungen gefundenen, doch werden wir bei den auf besonders nährstoffreichen Geweben (Perikarpen) sich bildenden Intumeszenzen auch ungewöhnlich plasma- und eiweißreiche Zellen finden. Über das Auftreten zahlreicher Eiweißkristalloide in den Intumeszenzen der Kartoffel hat HUBER[2]) Beobachtungen angestellt; anthozyanreiche Intumeszenzen scheinen selten zu sein (s. u.). —

Abgesehen von dem übereinstimmenden histologischen Bau gleichen die Intumeszenzen den Rindenwucherungen auch darin, daß ihre Entstehung die Einwirkung derselben äußeren Faktoren voraussetzt, — nur die Größenverhältnisse und der Habitus der Wucherungen machen sie von jenen verschieden; ferner bevorzugen diejenigen Bildungen, die wir als Intumeszenzen bezeichnen wollen, die primären Gewebe, die Rinde jugendlicher Zweige, das Gewebe der Blätter, Blüten und Früchte.

Besonders ausführlich hat SORAUER[3]) in zahlreichen Arbeiten die Intumeszenzen behandelt. An Vertretern der verschiedensten Familien

1) KLEBAHN, Krankheiten des Flieders 1909, 20; Grundzüge der allgemeinen Phytopathologie 1912, 16.

2) HUBER, Über das massenhafte Auftreten von Eiweißkristalloiden in Kartoffelblättern (Österr. bot. Zeitschr. 1914, **64**, 273).

3) SORAUER, I. Handb. d. Pflanzenkrankh. 1886, 2. Aufl., **1**, 222; 1909, 3. Aufl., **1**, 435 ff. II. Über Gelbfleckigkeit (Forsch. Geb. Agrikulturphysik 1886, **9**, 387). III. Weitere Beobachtungen über Gelbfleckigkeit 1890 (Ibid. **13**, 90). IV. Über die Knotensucht des Gummibaumes (Prakt. Ratg. f. Obst- und Gartenbau 1890, Nr. 4). V. Mitteil. aus d. Gebiet d. Phytopathologie II: Die symptomatische Bedeutung der Intumeszenzen (Bot. Ztg. 1890, **48**, 241). VI. Intumeszenz bei *Solanum floribundum* (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1897, **7**, 122). VII. Intumeszenz an Blättern (der Nelken) (Ibid. 1898, **8**, 291, 294). VIII. Über Intumeszenzen. (Ber. d. D. bot. Ges. 1899, **17**, 456). IX. Intumeszenzen an Blüten (Ibid. 1900, **19**, 115). X. Erkrankung der *Phalaenopsis amabilis* (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1904, **14**, 263). XI. Erkrankung von *Cereus nycticalis* LK. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1906, **16**, 5, „innere“ Intumeszenzen).

— Dikotyledonen, Monokotyledonen, Gymnospermen und Gefäßkryptogamen (*Cyathea*) — sind Intumeszenzen beobachtet worden.

Intumeszenzen sind bekannt für die Zweige von *Eucalyptus rostrata*, *Acacia pendula*, *Lavatera trimestris*, *Malope grandiflora*, *Aphelandra porteana* u. a. Hier und da, besonders auf der Sonnenseite der Zweige, strecken sich die Rindenzellen stark in radialer Richtung, durchbrechen schließlich die Epidermis und quellen als lockeres Gewebehäufchen hervor. Beteiligt sind an der Wucherung die Zellen der primären Rinde, nur in Fällen besonders schwerer Erkrankung schwellen im Phloëm auch die Zellen der Markstrahlen an, so daß sich dann die Bildung der Intumeszenzen mit Vorgängen der oben beschriebenen Art kombiniert.





Fig. 18.
Intumeszenzen. Sproß von *Solanum tuberosum*. Nach DOUGLAS.

Weiter verbreitet sind sie auf Blättern. Hier und da entstehen auf der Oberseite oder Unterseite der Spreiten kleine Höcker, grünliche oder weißliche Pusteln von wechselnder Höhe und Ausdehnung (Fig. 18). Die Zellen, durch deren Wachstum diese Gebilde zustande kommen, entstammen zumeist den Mesophyllschichten, die sich senkrecht zur Blattfläche strecken (vgl. Fig. 19, 20 u. a.) und zuweilen eine Länge erreichen, die das Zwei-, Drei- und Mehrfache der normalen beträgt. Der Chlorophyll-

XII. Intumeszenz und Aurigo bei Araliazeen (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1911, **21**, 336).
XIII. Die Schleimkrankheit von *Cyathea medullaris* (Ber. d. D. bot. Ges. 1912, **30**, 42).

gehalt der Zellen geht dabei um so vollständiger zugrunde, je stärker das Wachstum ist; die Membranen sind meist zart, der Plasmabelag dünn, der

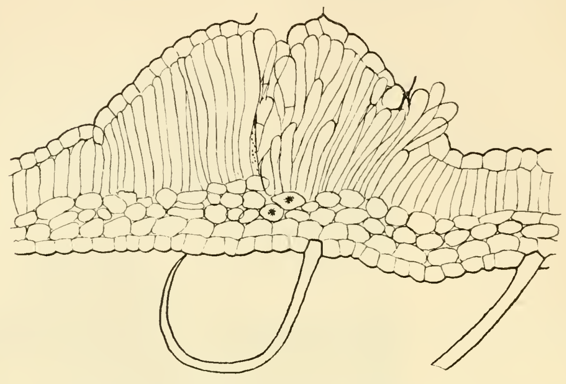


Fig. 19.
Intumeszenz. Querschnitt durch den Teil eines Blattes von *Cassia tomentosa*: die Zellen der obersten Mesophyllschicht haben sich stark gestreckt und die Epidermis gesprengt. Nach SORAUER.

Zellsaftraum sehr groß[1]). Dem Wachstum der Zellen folgen nicht selten Teilungen, die bei *Ficus elastica* nur sparsam erfolgen (Fig. 20), bei

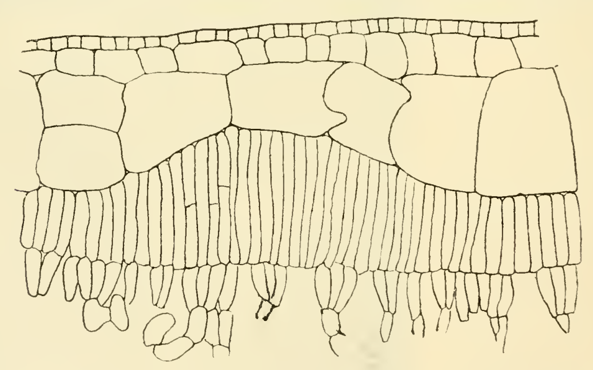


Fig. 20.
Intumeszenz. Blatt von *Ficus elastica*; die Zellen der obersten Mesophyllschicht haben sich gestreckt und die Epidermiszellen zusammengedrückt; nur die obere Hälfte des Blattes ist gezeichnet.

Ruellia formosa u. a. aber zur Bildung zellenreicher Gewebemassivs führen (Fig. 23). Die über dem wuchernden Mesophyll liegende Epidermis wird

1) Einige Mitteilungen über den Zellinhalt bei WÓYCICKI, Zur Zytologie der hyperhydrischen Gewebe bei *Solanum tuberosum* L. (Sitzungsber. Warschauer Ges. d. Wiss. 1910, Lief. 5, 219).

dabei entweder nur gehoben und leicht gedehnt (Intumeszenzen von *Epilobium hirsutum* u. a.), oder sie wird gesprengt, wie z. B. bei *Cassia tomentosa* (vgl. Fig. 19) und in vielen anderen Fällen. Bei *Ficus elastica* (vgl. Fig. 20) werden die unteren Zellen der vielschichtigen Epidermis von den wachsenden Mesophyllzellen zusammengedrückt, und der von ihnen ursprünglich eingenommene Raum wird schließlich ganz von Mesophyllzellen gefüllt: das letztere grenzt dann nicht mehr annähernd geradlinig an die Epidermis, sondern in stark gewellten Konturen.

Ein Vergleich verschiedenartiger mit Intumeszenzen ausgestatteter Blätter lehrt, daß bei verschiedenen Arten das abnorme Wachstum an bestimmte Zellenlagen des Mesophylls gebunden sein kann, oder doch bestimmte Zellenlagen bevorzugt werden. Vorwiegend die oberste Lage des Mesophylls ist bei *Eucalyptus globulus*, *E. rostrata*, bei *Ficus elastica*, *Cassia tomentosa* (vgl. Fig. 19 und 20) u. a. beteiligt, ausschließlich die Zellen der untersten Lage sah ich bei *Epilobium hirsutum* hypertrophieren; dieselben sind nach Sorauer vorwiegend bei *Vitis*, sowie bei *Solanum lycopersicum*[1]) an der Bildung der Intumeszenz beteiligt, gestreckte Zellen oben und unten fand Sorauer bei *Solanum floribundum*, Beteiligung des ganzen Mesophylls bei Nelken[2]) und in extremen Fällen bei *Vitis*. Blätter von *Populus tremula*[3]) bilden auf beiden Flächen gleich gut Intumeszenzen; stehen solche auf Ober- und Unterseite einander gegenüber, so kann das Blattgewebe in allen seinen Schichten zur Intumeszenzbildung verbraucht werden. Die Intumeszenzen der Blattoberseite sind bei *Populus tremula* im allgemeinen größer, höher und fester als die der Unterseite; ähnliche Unterschiede weisen die ober- und unterseits entstandenen Intumeszenzen der Blätter von *Ruellia formosa* auf (vgl. Fig. 23). — Intumeszenzen, die schließlich zur Durchlöcherung der Blätter führen, beobachtete Senft an *Datura stramonium*[4]), Sorauer an *Panax arboreum*[5]) u. a.

Bei vielen Pflanzen (z. B. *Pandanus javanicus*, *Cattleya*, *Cypripedium laevigatum*, *Aralia palmata*, *Panax arboreum*, *Hedera helix*, *Camellia japonica*) ist die Streckung der Zellen nur eine äußerst schwache, so daß keinerlei oder nur sehr flache Auftreibungen entstehen. Das erkrankte Blatt bekommt dann gelbe, durchscheinende, meist kreisförmige Flecke — ein Krankheitsbild, das Sorauer als „Aurigo" oder Gelbsprenkelung von anderen Fällen lokaler Gelbfärbung unterschieden hat[6]).

Wir sprachen bisher nur vom Mesophyll; dieses stellt in der Tat bei den meisten Intumeszenzen das einzig beteiligte Gewebe dar. In einigen

---

1) Atkinson, Oedema of the tomato (Rep. Agr. Exp. Stat. Ithaca, N. Y., 1893, 101).

2) Vgl. neben Sorauer auch Prillieux, Intumescences s. l. feuilles des oillets malades (Bull. Soc. Bot. France 1892, **39**, 370).

3) Küster, Über experimentell erzeugte Intumeszenzen (Ber. d. D. bot. Ges. 1903, **21**, 452).

4) Senft, E., Eine eigentümliche Erkrankung des Stechapfels (*Datura stramonium*) (Zentralbl. f. d. landwirtsch. Versuchswesen Österreichs 1913, **16**, 9; das Auftreten der Intumeszenzen wird mit dem der Milbenspinne *Tetranychus telarius* in kausale Beziehungen gebracht).

5) Sorauer, a. a. O. 1906 (XI) und 1911 (XII).

6) Sorauer, Handb. d. Pflanzenkrankh. 1909, 3. Aufl., **1**, 434 und a. a. O. 1906 (XI). — Bei dem geringen Wachstum, das bei der Aurigo die Zellen aufweisen, füllen diese die Interzellularen aus; Sorauer schlägt deswegen die Bezeichnung innere Intumeszenzen für sie vor.

weiteren Fällen verändern sich aber auch die Epidermiszellen. Dale[1]) beobachtete Schwellungen der ober- wie unterseitigen Epidermis bei *Hibiscus vitifolius* (Fig. 21), der unteren Epidermis bei *Ipomoea*. An der Intumeszenz der Tomate sind Mesophyll und Epidermis beteiligt,, an Nelkenblättern werden nicht nur die Mesophyllzellen, sondern auch zuweilen die Epidermiszellen zu Quer- und Längsteilungen angeregt[2]).

Im allgemeinen beschränken sich die hyperhydrischen Veränderungen der Epidermis auf erhebliches Wachstum der Schließzellen: die Stomata verlieren dabei ihre Befähigung zu spontanem Öffnen und Schließen und gleichen mit ihrem ständig geöffneten Porus den bekannten Hydathoden von *Tropaeolum* u. a. Wie weit das Wachstum der beiden Schließzellen

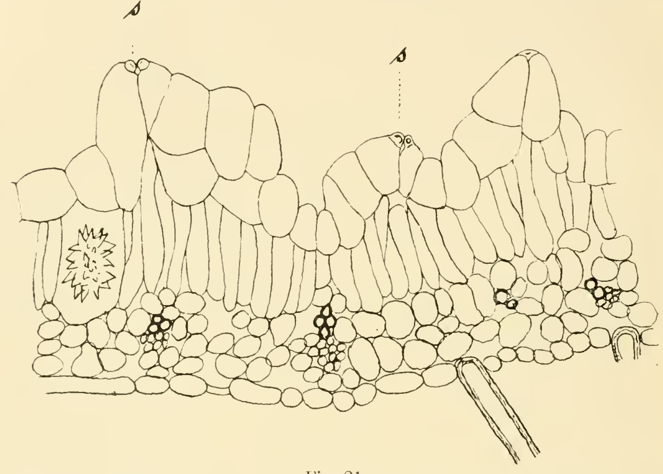


Fig. 21.
Intumeszenz. Blatt von *Hibiscus vitifolius*; die Zellen der oberen Epidermis haben sich stark vergrößert, *s s* Stomata. Nach Dale.

gehen kann, zeigt Fig. 22, die zwar nach etioliertem Material gezeichnet worden ist, aber in der abnormen Streckung der Zellen unzweifelhaft die Wirkung feuchter Luft zur Anschauung bringt[3]). Wóycicki[4]) beobachtete den interessanten Fall, daß jede Schließzelle eines Stomas sich teilte, so daß der offene Porus sich von einem vierzelligen Ring umfaßt zeigte.

1) Dale, Investigations on the abnormal outgrowths or intumescences on *Hibiscus vitifolius* Linn. (Phil. Trans. B. 1901, **194**, 163). — Vgl. ferner von derselben Verfasserin Intumescences of *Hibiscus vitifolius* (Ann. of Bot. 1899, **13**, 622) und On certain out growths (intumescences) on the green parts of *H. vitifolius* (Proc. Cambr. Phil. Soc. 1900, **10**, pt. 4, 192).

2) Sorauer, a. a. O. 1898 (VII).

3) Stapf, Beiträge zur Kenntnis des Einflusses geänderter Vegetationsbedingungen auf die Formbildung der Pflanzenorgane usw. (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1878, **28**, 231).

4) Wóycicki, a. a. O. 1910, tab. I, fig. 1.

Intumeszenzen an Blüten sind bis jetzt nur für *Cymbidium Löwi* bekannt[1]).

An unreifen Samen von *Pisum sativum* entstehen Intumeszenzen durch Wachstum der subepidermalen Schichten; die Palissadenreihe wird von ihnen durchbrochen[2]).

* * *

Alle bisher beschriebenen Intumeszenzen sind Gebilde von geringer Ausdehnung und haben bei typischer Entwicklung mehr oder minder deutlich die Form gerundeter Polster; Dale hat sie als hemisphärische Intumeszenzen bezeichnet.

Einen anderen Typus repräsentieren die Bildungen, die auf der Innenseite des Perikarps vieler Leguminosen bei Einwirkung dampfgesättigter Atmosphäre entstehen[3]).

Öffnet man unreife Hülsen von *Pisum sativum* und läßt sie in feuchter Luft verweilen oder — noch besser — mit der Außenseite auf Wasser schwimmen, so bedeckt sich oft schon nach 24 Stunden die Innenfläche des Perikarps mit einem dichten Rasen sehr langer, meist gleichmäßig zylindrisch gestalteter Haare, die mehrere Millimeter lang werden können. Von den bisher geschilderten Intumeszenzen unterscheiden sich diese Haarrasen durch ihr luxurierendes Wachstum; die Zellen sind oft mit einem auffallend mächtigen Cytoplasmabelag ausgestattet, und ihre Chloroplasten erfahren starke Vermehrung, wenn sie auch klein und hellgrün bleiben. Die Kerne sind groß und substanzreich. Weiterhin werden sie gekennzeichnet durch die vorwiegende Beteiligung der Epidermis und namentlich durch ihre große Ausdehnung, so daß sie meist die ganze Innenfläche des Perikarps gleichmäßig in Anspruch nehmen. Teilungen der langen Haarzellen sind keine Seltenheit. Verzweigungen sind ebenfalls häufig. — Wie *Pisum sativum* lassen auch andere Leguminosen (*Vicia faba*, *Lupinus*-, *Lathyrus*-, *Cytisus*-Arten usw.) stattliche Intumeszenzen unter den genannten Bedingungen an der Innenfläche des Perikarps entstehen, deren detaillierte Beschreibung hier zu weit führen würde.

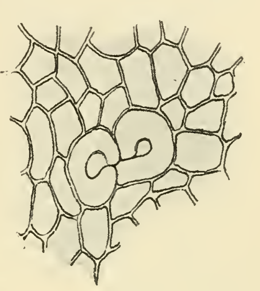


Fig. 22. Hyperhydrische Veränderungen der Stomata bei *Solanum tuberosum*. Die Schließzellen sind stark in die Länge gewachsen und haben sich so stark gekrümmt, daß sie sich mit ihren Enden berühren und zwei offene Poren umschließen (von einer Dunkelkultur). Nach Stapf.

Vereinzelte Härchen oder schwache Rasen von geringer Ausdehnung findet man in den Hülsen der Erbse auch ohne vorangegangene Eingriffe irgendwelcher Art; an Feuchtigkeit fehlt es in dem vom Perikarp umschlossenen Hohlraum gewiß nicht. Besonders starke Wucherungen erhielt ich ohne Verwendung von tropfbar flüssigem Wasser, indem ich junge Hülsen

1) Sorauer, a. a. O. 1900 (IX).

2) Küster, Histologische und experimentelle Untersuchungen über Intumeszenzen (Flora 1906, **96**, 527).

3) Küster, a. a. O. 1906.

— noch in unmittelbaren Zusammenhang mit der sie tragenden Pflanze — durchstach oder in ähnlicher Weise verwundete. Überall entwickeln sich dann im Verlauf von 1—2 Wochen in der Höhlung der Frucht die geschilderten Haare; namentlich in dem zwischen je zwei Samen gelegenen Raum entstehen mächtige, bis 5 mm hohe Polster, die aber nicht durchweg aus freien Haaren bestehen, sondern in der unteren Hälfte ein interstitienloses oder doch sehr dicht gebautes Gewebemassiv darstellen, bei dessen Bildung sehr zahlreiche Zellenteilungen erfolgt sind. Bei derartig starker Intumeszenzbildung sind allerdings nicht nur die Zellen der Epidermis, sondern auch die tiefer liegenden Lagen beteiligt, deren Wachstumsleistungen ganz ähnliche sind wie die der Epidermis; Gewebeanteile, welche aus irgendeinem Grunde absterben und nicht am Wachstum teilnehmen, werden von den unter ihnen liegenden in die Höhe getragen.

Die Intumeszenzen in den Hülsen von *Vicia faba*, die man durch Verwundung des Perikarps und bei Einwirkung feuchter Luft erhält, füllen die ganze Höhlung der Früchte, die bis 1 cm breit werden kann, mit zartem fädigen Geflecht an; die Fäden bestehen aus zahlreichen kurzen Zellen, die ich selbst nach wochenlangem Wachstum der Haare noch sehr plasmareich fand, und die in ihrem Plasma zahlreiche kleine Chloroplasten enthalten; die Fäden sind reich verzweigt.

Reichliche Wasserabscheidung beobachtete ich an den Perikarpintumeszenzen von *Pisum sativum*, wenn die Hülsenschalen auf Wasser schwammen. —

* * *

Eine dritte Form der Intumeszenzen, die Dale als sphärische bezeichnen will, repräsentieren die sogenannten Perldrüsen der Ampelideen, die an den jugendlichen Zweigen, an Blattstielen, Blattspreiten und Nebenblättern zahlreicher *Vitis-*, *Ampelopsis-* und *Cissus*-Arten auftreten[1]). Ihren Namen verdienen sie insofern schwerlich, als über eine von ihnen ausgeübte sekretorische Tätigkeit nichts bekannt ist. Sie stehen zu den Spaltöffnungen in leicht erkennbaren Beziehungen: die Zellen unterhalb der Stomata wachsen in die Atemhöhle hinein, heben bei fortgesetztem Wachstum die Epidermis in die Höhe und bilden zusammen mit dieser glashelle Kügelchen, an deren Scheitel die weit geöffneten Schließzellen zu finden sind. Zellteilungen sind bei ihrer Bildung nicht selten.

Mit den Intumeszenzen stimmen die Perldrüsen darin überein, daß sie sich außerordentlich schnell entwickeln können. An ausgewachsenen, isolierten Blättern von *Ampelopsis Veitchii*, die ich mit der Blattoberseite auf Wasser schwimmen ließ, sah ich schon nach 24 Stunden vereinzelte Perldrüsen entstehen, die sich im Laufe der nächsten 3 Tage noch vermehrten. Ein bemerkenswertes Unterscheidungsmerkmal zwischen den Intumeszenzen und den Perldrüsen liegt darin, daß die letzteren sich sehr

1) Vgl. besonders Hofmeister, Allg. Morphol. d. Gewebe 1868, 545; de Bary, Vergl. Anat. d. Vegetationsorg. 1877, 69; d'Arbaumont, Observations s. l. stomates et les lenticelles du *Cissus quinquefolia* (Bull. Soc. Bot. France 1877, **24**, 18, 48); Solereder, System. Anat. d. Dikot. 1899, 253; Molz, Untersuchungen über die Chlorose der Reben (Zentralbl. f. Bakt. 1908, Abt. II, **20**, 80; dort weitere Literaturangaben); Holmgren, Några iakttagelser öfver förekomsten af pärlhår hos tropiska växter (Svensk bot. tidschr. 1911, **5**, 197; behandelt als Perlhaare Gebilde sehr verschiedener Art).

leicht von ihrem Mutterboden ablösen; Zweige von *Ampelopsis Veitchii*, die an den Achsen, den Ranken und der Unterseite der Blätter oft von Perldrüsen wie besät sind, lassen bei jeder unsanften Berührung zahllose Gebilde dieser Art herabrieseln; jede von diesen hinterläßt eine punktförmige, mit unbewaffnetem Auge kaum sichtbare Wunde[1]).

Die Epidermiszellen der Perldrüsen sind in Fig. 156 dargestellt.

Zweifelhaft muß bleiben, ob sich die „Perldrüsen" der Ampelideen als „normale" Gebilde betrachten lassen, oder ob sie den abnormen zuzurechnen sind. Lichtmangel und feuchte Luft scheinen ihre Entstehung zu fördern[2]). Die von Müller-Thurgau und Penzig[3]) vorgeschlagenen ökologischen Erklärungen sind wenig befriedigend.

* * *

Die Frage nach den äußeren Bedingungen, unter deren Einwirkung Intumeszenzen entstehen, ist bereits wiederholt geprüft worden. Für alle Fälle gilt, daß die Intumeszenzen eine Reaktion der Pflanze auf Wasserüberschuß darstellen: Aufenthalt in feuchter Luft oder unmittelbare Berührung mit Wasser führen zur Bildung von Intumeszenzen. Nach Copeland[4]) lassen sie sich an Tomatenblättern durch künstliches Einpressen von Wasser in die Zweige erzeugen.

Die Reaktionsfähigkeit der Pflanzen auf den Wasserreichtum der Luft ist nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern selbst bei dem nämlichen Individuum zu verschiedenen Zeiten und nach verschiedener Vorbehandlung ungleich.

Steiner[5]) beobachtete, daß *Ruellia formosa* an den Blättern Intumeszenzen produziert, wenn man die Luftfeuchtigkeit in dem die Pflanze aufnehmenden Raum hinreichend erhöht; nach ungefähr 6 Wochen aber hört die Intumeszenzbildung auf, — die Pflanze erträgt dann den hohen Wassergehalt der Luft, ohne Intumeszenzen zu bilden, deren Bildung erst dann wieder einsetzt, wenn die Pflanze etwa 3 Wochen in feuchter Luft geweilt hat und dann wieder in einen feuchten Raum übertragen worden ist. — Daß bei normaler Witterung auch in der freien Natur schon Intumeszenzen entstehen können, lehren die von Insekten angefertigten lockeren Blattrollen von *Populus tremula* und *Vitis*, die an der Blattunterseite reichlich Intumeszenzen tragen können[6]).

Äußere Agentien können auf die Intumeszenzenbildung bei verschiedenen Pflanzen ganz ungleich wirken. Direkte Berührung mit Wasser

---

1) Ob die bei *Cissus tetragona* nach Holmgren an den Ablösungsstellen der Perldrüsen entstehenden Neubildungen als regenerativ entstandene neue Perldrüsen zu bewerten sind, möchte ich noch dahin gestellt sein lassen.

2) Vgl. Hofmeister, a. a. O. 1868; ferner Tomaschek, Über pathogene Emergenzen auf *Ampelopsis hederacea* (Österr. bot. Zeitschr. 1879, **29**, 87); Kreuz, Entwicklung der Lentizellen an beschatteten Zweigen von *Ampelopsis hederacea* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1881, **82**, Abt. I, 228; hierzu Tomaschek, Österr. bot. Zeitschr. 1881, **31**, 252).

3) Müller-Thurgau (Perldrüsen des Weinstocks. Weinbau u. Weinhandel 1890, **8**, 178) sieht in ihnen Schutzorgane gegen kleine Tiere. Penzig (Über die Perldrüsen des Weinstocks und anderer Pflanzen. Atti congr. bot. internaz. Genova 1892, 237) hält sie für Futterkörper, die von Milben oder dgl. verzehrt werden.

4) Copeland, Haberlandts new organ on *Conocephalus* (Bot. Gaz. 1902, **33**, 300).

5) Steiner, Über Intumeszenzen bei *Ruellia formosa* Andrews und *Aphelandra Porteana* Morel (Ber. d. D. bot. Ges. 1905, **23**, 105).

6) Küster, a. a. O. 1906.

scheint in der Mehrzahl der Fälle Intumeszenzenbildung auszuschließen; bei *Populus tremula* besteht jedoch eine solche Wirkung nicht[1]). Bei *Hibiscus* ist nach Dale die Einwirkung des Lichtes erforderlich, und dasselbe gibt Douglas für die Intumeszenzen von *Solanum tuberosum* an[2]), während bei *Populus tremula*, dem Perikarp von *Pisum sativum* u. a. nach meinen Erfahrungen Licht entbehrlich ist; bei *Populus tremula* hemmt sogar intensive Belichtung die Intumeszenzenbildung — vielleicht durch die Förderung der Transpiration, welche die Belichtung veranlaßt. Bei *Ruellia*

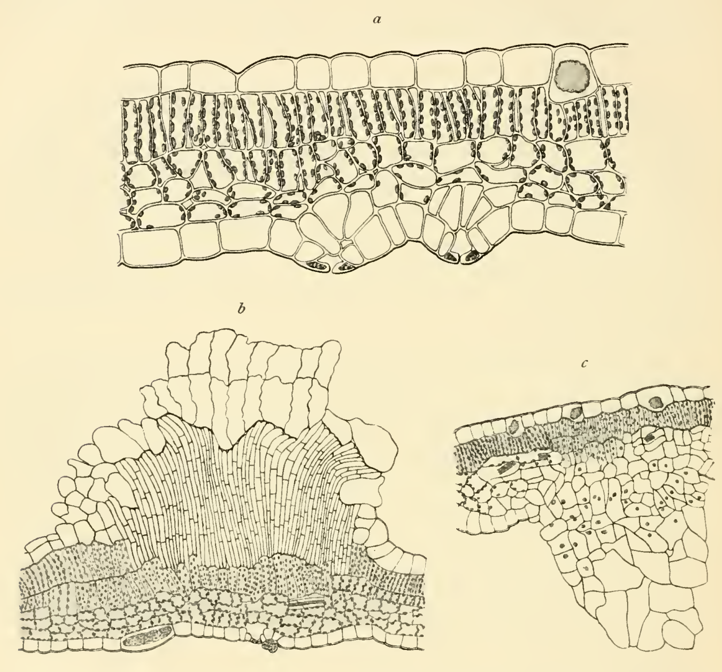


Fig. 23.
Entwicklung der Intumeszenzen unter den Spaltöffnungen. *a* Jugendliche Intumeszenzen an der Blattunterseite von *Ruellia formosa*; *b* erwachsene Intumeszenz der Blattoberseite; *c* erwachsene Intumeszenz der Blattunterseite. Nach Steiner.

formosa sah Steiner Intumeszenzen nur in den ersten Tagen der Verdunkelung entstehen, und nur dann, wenn die betreffenden Pflanzen sich, solange sie noch belichtet waren, unter derartigen Verhältnissen befanden, daß in Kürze das Erscheinen von Intumeszenzen zu erwarten gewesen wäre. — Die starke Entwicklung der Intumeszenzen in angeschnittenen oder durch-

1) Küster, a. a. O. 1906.
2) Douglas, G. E., The formation of intumescences on potato plants (Bot. Gaz. 1907, **43**, 233.)

stochenen Hülsen von Leguminosen ist vermutlich auf eine Wirkung der reichen Sauerstoffversorgung der inneren Gewebeschichten zurückzuführen. — Lokale Steigerung des Gehaltes der Gewebe an plastischem Material fördert die Entwicklung der Intumeszenzen, wie ihre besonders starke Ausbildung neben den von *Harmandia globuli* oder *H. tremulae* erzeugten Gallen auf Espenblättern lehrt[1]).

Die Konstanz, mit der z. B. bei *Epilobium hirsutum* die Zellen der untersten Mesophyllschicht, bei *Ipomoea* die der unteren Epidermis sich vergrößern, läßt an die Möglichkeit denken, daß irgendwelche konstante Struktureigentümlichkeiten des Blattes den auslösenden Reiz nur an bestimmte Zellenlagen kommen lassen oder nur bestimmten Zellenlagen eine Wachstumsreaktion möglich machen. DALE macht darauf aufmerksam, daß bei *Hibiscus vitifolius*, dessen Blätter auf beiden Seiten Stomata tragen, die Intumeszenzen beiderseits auftreten, während *Ipomoea*, deren Spaltöffnungen nur unterseits auftreten, nur auf der unteren Blattseite Intumeszenzen entwickelt. Es ist in der Tat nicht unwahrscheinlich, daß die Bildung der Intumeszenzen mit der Verteilung der Spaltöffnungen in Zusammenhang steht, das beweisen die frühesten Entwicklungsstadien mancher Intumeszenzen, die an die Stomata gebunden sind (vgl. Fig. 23*a*), ebenso wie die „Perldrüsen" (s. o.); keinesfalls aber ist mit der Aufdeckung dieser Beziehungen eine für alle Fälle gültige Erklärung erreicht; die oben angeführten Beispiele lassen das bereits erkennen, ich erinnere an die in Fig 20 dargestellten Intumeszenzen der Blätter von *Ficus elastica*, die durch Wachstum der obersten Palissadenzellen zustande kommen, obschon bekanntlich die Blätter nur auf der Unterseite Spaltöffnungen besitzen. In der Mehrzahl der Fälle werden voraussichtlich auch hier Unterschiede in der Veranlagung der verschiedenen Zellenlagen über Beteiligung und Nichtbeteiligung an der Neubildung entscheiden. —

Die Intumeszenzen sind ganz allgemein sehr kurzlebige Gewebe, die namentlich in trockener Luft sofort zugrunde gehen, aber auch in der feuchten Atmosphäre, in der sie entstanden sind, nur kurze Zeit lebensfähig zu bleiben pflegen. Sie fallen zusammen, bräunen sich und vertrocknen; von dem Wundkork, der sich unter alten Intumeszenzen bilden kann, wird später die Rede sein[2]).

c) Abnorme Trennungsgewebe.

Auch an anderen Stellen als an den Lentizellen lassen sich die Beziehungen zwischen den Produkten parenchymatischer Meristeme und der Neigung zur Bildung hyperhydrischer Gewebe erkennen.

---

1) KÜSTER, a. a. O. 1906.

2) Von weiterer Literatur über Intumeszenzen seien noch folgende Arbeiten angeführt: NYPELS. Notes de pathol. végét. (C. R. Soc. bot. Belgique 1897, **36**, 256; Intum. an *Artabotrys*); NOACK, Treibhauskrankheiten der Weinrebe (Gartenflora 1901, **50**, 619); VIALA et PACOTTET, S. les verrues des feuilles de la vigne (C. R. Acad. Sc. Paris 1904, **138**, 161); TROTTER, Intumescenze fogliari d'*Ipomoea batatas* (Ann. di bot. 1904, **1**, 362); KÜSTER, Beiträge zur Kenntnis der Wurzel- und Sproßbildung an Stecklingen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **40**, 279; Bildung von Intumeszenzen an alten korkbedeckten Achsen von *Salix*); TUBEUF, Intumeszenzenbildung der Baumrinde unter Flechten (Naturwiss. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch. 1906, **4**, 60; Intum. an *Pinus strobus* unter *Xanthoria*); DAVIS, H. V., Note on certain intum. in roots (New Phytol. 1910, **9**, 325).

Stellt man *Salix*-Zweige ins Wasser oder verbringt sie in einen dampfgesättigten Raum, so entwickeln sich an ihnen zahlreiche Wurzeln, an deren Basis ein lockeres, weißliches Gewebehäufchen auffällt, das mit den vorhin geschilderten wuchernden Lentizellen die größte Ähnlichkeit hat. Auf Querschnitten zeigt sich, daß in der Nähe der Wundstelle in der Rinde ein Meristem entstanden ist, dessen Abkömmlinge Kugeln oder langgestreckten, farblosen Schläuchen gleichen. Zwischen den einzelnen Zellen, die sich oft ganz voneinander loslösen, liegen große, luftgefüllte Interzellularräume. Auch histologisch gleichen somit die beschriebenen Bildungen den Lentizellenwucherungen; schon Mohl[1]) hat auf diese Ähnlichkeit aufmerksam

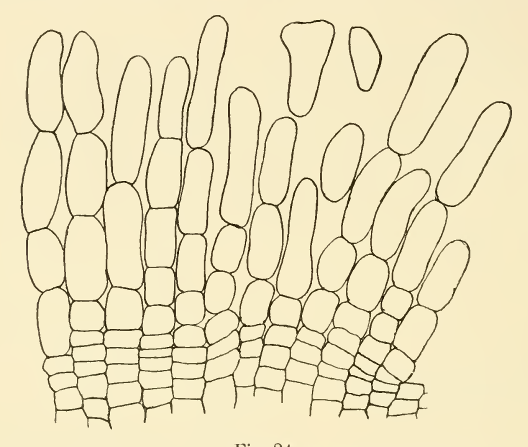


Fig. 24.
Hyperhydrische Gewebe an der Durchbruchstelle einer Knospe (*Catalpa*).

gemacht und vor Verwechslung gewarnt. Die gleichen Gewebe wie an den Wurzeldurchbruchstellen entstehen auch, wenn Knospen bei ihrer Entwicklung das Rindengewebe lädieren. Fig. 24 zeigt den Querschnitt durch die Durchbruchsstelle einer Knospe (*Catalpa*).

Die Membranen dieser Gewebe, die ebenso leicht wie die Lentizellenwucherungen spontaner Mazeration in vivo anheimfallen können, sind unverkorkt. —

Weiterhin wäre noch der hyperhydrischen Ausbildung derjenigen Gewebe zu gedenken, die sich entwicklungsgeschichtlich von einer meristematischen Trennungsschicht herleiten. Am schönsten habe ich solche bei *Populus nigra* beobachtet: stutzt man die Kurztriebe eines Zweigsystems, indem man sie auf wenige Millimeter zurückschneidet, und bringt dieses dann in einen dampfgesättigten Raum, so werden binnen wenigen Tagen die Kurztriebstummel abgeworfen: an der Narbe des Zweigabsprunges

---

1) Mohl, Sind die Lentizellen als Wurzelknospen zu betrachten? (Flora 1832, **15**, 65). Vgl. auch Wieler, Die Funktion der Pneumathoden und des Aërenchym (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, **32**, 503, 517).

bilden sich ansehnliche Lager hyperhydrischer Gewebe, an der Wundfläche des abgelösten Kurztriebstückes finden sie sich nur in schwacher Schicht[1]).

Hyperhydrische Ausbildung können auch die Trennungsschichten zwischen Blättern und Achse aufweisen. Löwi beobachtete solche bei *Laurus nobilis*, nachdem die Pflanzen monatelang feuchter Luft ausgesetzt worden waren, und beschreibt die langen, schlauchartigen Zellen, aus welchen die Trennungsschicht besteht. Ähnliches gibt Löwi[2]) für *Cinnamomum Reinwardti* an, dasselbe läßt sich ferner an den in feuchter Luft gehaltenen Exemplaren von *Coleus hybridus* u. a. in mehr oder minder auffälliger Form beobachten.

Merkwürdigerweise lassen auch alte, längst vernarbte, d. h. mit Kork bedeckte Wundflächen, die durch normalen Laubfall oder physiologische Zweigabsprünge zustande gekommen sind, noch hyperhydrische Gewebe von zuweilen beträchtlichem Umfange hervorwuchern, wenn die umgebende Atmosphäre hinreichend feucht ist. Um solche handelt es sich vermutlich auch bei den kallusähnlichen Geweben, die Tittmann[3]) an den Narben der Zweigabsprünge bei Pappelstecklingen beobachtete. Sehr deutlich ist der hyperhydrische Charakter bei den Wucherungen, die *Salix pentandra* an den alten Blattnarben entstehen läßt[4]).

Schließlich mag hier noch die von Zach beobachtete[5]) hyperhydrische Ausbildung der Haube an den Wurzelknöllchen von *Elaeagnus angustifolia* erwähnt sein.

Von den histologischen Eigenschaften des an Wunden entstehenden Kallus wird im nächsten Kapitel zu sprechen sein. Vorweg darf der Hinweis darauf genommen werden, daß an seiner Oberfläche Meristeme entstehen können, die hyperhydrische Gewebe in reichlichen Mengen produzieren[6]).

1) Meine Versuche mit *Populus*-Zweigen ergaben sehr ungleichmäßige Resultate. Welche Bedingungen den Absprung herbeiführen bezw. beschleunigen, andererseits ihn verzögern oder völlig ausbleiben lassen, habe ich nicht untersucht.

2) Löwi, Über eine merkwürdige anatomische Veränderung in der Trennungsschicht bei der Ablösung der Blätter (Österr. bot. Zeitschr. 1906, **56**, 380).

3) Tittmann, Physiologische Untersuchungen über Kallusbildung an Stecklingen holziger Gewächse (Jahrb. f. wiss. bot. 1895, **27**, 171).

4) Küster, Beiträge zur Kenntnis der Wurzel- und Sproßbildung an Stecklingen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **40**, 279).

5) Zach, Zur Kenntnis hyperhydrischer Gewebe (Österr. bot. Zeitschr. 1908, **58**, Nr. 7/8).

6) Simon, Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge am Kallusgewebe von Holzgewächsen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1908, **45**, 351, 369). Nach Simons Abbildung zu schließen, ähneln diese Gewebe sehr dem in Fig. 24 dargestellten.

4. Wundgewebe und Regeneration.

Jede Wunde, die einer lebenden Pflanze beigebracht wird, ruft irgendwelche Veränderungen an den verletzten Zellen oder Geweben hervor — Veränderungen, die sich entweder auf die unmittelbarste Nachbarschaft der Wundfläche beschränken oder noch in weitem Abstand von dieser bemerkbar machen, die in unscheinbaren Modifikationen der Qualitäten der Zellhaut oder des Zelleninhalts sich kundtun oder zu umfangreicher Gewebe- und Organproduktion führen, die entweder kurze Zeit nach der Verwundung bereits ihren Abschluß finden oder vieler Wochen und Monate zu ihrem Ablauf benötigen.

Die Reaktionen lebender Zellen und Gewebe auf die von der Verwundung ausgehenden Reize sind je nach der Qualifikation der vorliegenden Pflanzenarten und der vom Trauma getroffenen Zellen- und Gewebearten und nach den äußeren Umständen, welche auf die Wunde und ihre Nachbarschaft einwirken, außerordentlich mannigfaltig, so daß im vorliegenden Kapitel eine Fülle verschiedenartiger Strukturen zu schildern sein wird. Wir wollen versuchen, in ihm alle Arten der Veränderung zu schildern, welche die Zellen und Gewebe der Pflanzen nach Verwundung erfahren können, und mit ihrer Schilderung noch die Behandlung einiger ihrer Ätiologie nach noch ungenügend geklärter Bildungen verbinden, welche den nach Verwundung entstehenden in wesentlichen Punkten gleichen.

Die Erscheinungen, von welchen hier die Rede sein soll, zeichnen sich durch ihre Mannigfaltigkeit ebenso aus wie durch ihre weite Verbreitung — nicht nur in dem Sinne, daß von Pflanzen der verschiedensten Art Wundreaktionen bekannt sind, sondern auch insofern, als selbst ohne Zutun des Experimentators in der Natur den Pflanzen Wunden aller Art ständig geschlagen werden, und das Eintreten der verschiedenartigsten Wundreaktionen herbeigeführt wird. Wunden werden den Pflanzen durch belebte und unbelebte Faktoren der Außenwelt beigebracht, welche mehr oder minder grobe Eingriffe in die Integrität des Pflanzenkörpers bringen; Wunden entstehen ferner durch die Tätigkeit der Pflanze selbst, wenn ihre Gewebe durch ungleichmäßige Verteilung ihrer Wachstumsintensität zerreißen. Mit Wunden gleichzusetzen sind schließlich die Lücken im lebenden Pflanzenkörper, die beim Absterben von Zellen oder Zellengruppen zustande kommen.

1. Kallus.

Wenn die Wachstumsvorgänge, die sich an der Wundfläche abspielen, zur Bildung einer lockeren parenchymatischen Gewebeschicht führen,

so nennen wir das abnorme Gewebe einen Kallus, gleichviel ob er wenige oder zahlreiche Zellenlagen mächtig ist, und unabhängig davon, ob sich die von dem Wundreiz getroffenen Zellen nur vergrößert oder auch mehr oder minder oft geteilt haben.

Zu Kallusbildungen finden wir alle Organe der Pflanzen und alle Gewebeformen befähigt. Wir treffen Kallus bei den Gymnospermen, Mono- und Dikotyledonen, spärlicher bei den Gefäßkryptogamen und Thallophyten an.

Besonders leicht bilden Algen, wenigstens die stattlichen gewebebildenden Meeresbewohner, nach Verwundung Kallus aus. Im einfachsten Fall wachsen die den zerstörten Zellen benachbarten Elemente zu großen blasigen Gebilden heran, die die normalen Zellen um das Mehrfache an Volumen übertreffen können. Die umfänglichsten erhielt ich bei *Padina pavonia*. Kleine Stückchen des breiten Thallus wurden in zuckerhaltigem

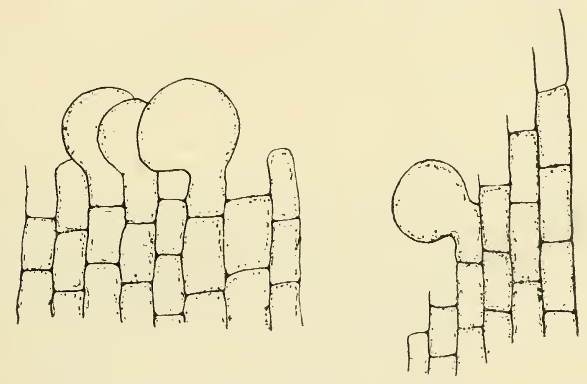


Fig. 25.
Kallus. Thallusstücke von *Padina pavonia*.

Meereswasser wochenlang kultiviert: die durch die Schnittwunden bloßgelegten Zellen wuchsen dabei zu enormen, nahezu farblosen Blasen aus (vgl. Fig. 25), die stets ungeteilt blieben. Die Wände der hypertrophierten Zellen waren sehr zart. Ähnliches beobachtete ich an zerfetzten Exemplaren von *Nitophyllum uncinatum*; die Außenwände der hypertrophierten Zellen waren stark verdickt. Zapfenartige Membranverdickungen in Kallushypertrophien beobachtete Bitter an *Padina pavonia*[1]) u.s.f.

Vielschichtige Gewebe, die als Kallus anzusprechen sind, fand ich an verwundeten „Blättern" von *Sargassum*[2]) u. a.

Eingehender wird auf die von Rot- und Braunalgen an Wundflächen gebildeten Gewebe weiter unten bei Behandlung der Regenerationsvorgänge zurückzukommen sein.

1) Bitter, Zur Anatomie und Physiologie von *Padina pavonia* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1899, **17**, 255).

2) Küster, Über Vernarbungs- und Prolifikationserscheinungen bei Meeresalgen (Flora 1899, **86**, 143).

Bei Pilzen sind gelegentlich kugelige Geschwülste als Reaktion auf Verwundungsreiz beobachtet worden, die äußerlich den Kallusbildungen höherer Pflanzen ähneln (Beobachtungen an *Xylaria*[1]).

Von den Gefäßkryptogamen lassen sich verschiedene *Selaginella*-Arten leicht zur Kallusbildung bringen: die Zellen des Parenchyms, das den die Gefäßbündelscheide umgebenden Luftgang erfüllt, werden durch den Wundreiz zu reichlichen Teilungen angeregt[2]).

Bei den Phanerogamen gehört der Kallus zu den verbreitetsten pathologischen Geweben; sie produzieren ihn bald als unscheinbare Schicht, bald als mächtig proliferierende Masse an allen Organen; namentlich die Holzgewächse, deren Stecklinge zu üppiger Kallusbildung befähigt sind, haben von jeher die Aufmerksamkeit der Praktiker und der wissenschaftlich Arbeitenden auf den Kallus gelenkt[3]).

Äußere Form des Kallus.

Kommt der Kallus nur als Gewebe von geringer Mächtigkeit zur Entwicklung, so überzieht er die Wundfläche — soweit an ihr kallusbildende Gewebeformen bloßgelegt worden sind — mit einer gleichmäßigen Schicht parenchymatischen Gewebes. Wenn nur einige Gewebeanteile der Wundfläche Kallus zu produzieren imstande sind, so wiederholt der Kallus mit seinem Grundriß natürlich die Form jener Gewebe — wie sehr auffällig an dem ringförmigen von Kambien gelieferten Kallus oder am sternförmigen Kallus des Markzylinders usw. erkannt wird; von beiden wird später noch die Rede sein.

Wuchert der Kallus kräftig, so erhebt sich auf der Wundfläche ein mehr oder minder hohes Gewebepolster, das in seiner Form dem ihm zugänglichen Raum sich anpaßt und ihn schließlich ganz zu füllen vermag: Risse in Holz und Rinde füllen sich mit Kallus, der Raum zwischen Unterlage und Edelreis wird von ihm erfüllt; innere Gewebezerreißungen geben zu Kallusbildungen Anlaß, die die entstandenen Lücken wieder vollkommen

---

1) Hennings, Über Pilzabnormitäten (Hedwigia 1901, **40**, 136).

2) Molisch, Zur Kenntnis der Thyllen nebst Beobachtung über Wundheilung in den Pflanzen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1888, **97**, Abt. I, 264).

3) Trécul, Reproduction du bois et de l'écorce (Ann. Sc. Nat. Bot., Série III. 1853, **19**, 157); Crüger, Einiges über die Gewebeveränderungen bei der Fortpflanzung durch Stecklinge (Bot. Ztg. 1860, **18**, 369); Stoll, Über die Bildung des Kallus bei Stecklingen (Bot. Ztg. 1874, **32**, 737); Rechinger, Untersuchungen über die Grenzen der Teilbarkeit im Pflanzenreich (Zool.-Bot. Ges. Wien 1893, **43**, 310); Küster, 1. Aufl. 1903, 92 ff. und 153 ff.; Simon, Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Kallusgewebe von Holzgewächsen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1908, **45**, 351); Reuber, Experimentelle und analytische Untersuchungen über die organisatorische Regulation von *Populus nigra* usw. (Arch. f. Entwicklungsmechanik 1912, **34**, 281). — Die Definitionen für den Begriff Kallus werden von den verschiedenen Autoren verschieden gegeben. Mit der oben vertretenen Auffassung befinde ich mich in Übereinstimmung mit dem allgemeinen Sprachgebrauch (vgl. auch Simon, a. a. O. 1908); Sorauer nennt Kallus (a. a. O. 1909, **1**, 779) „alles jugendliche Vernarbungsgewebe mit Spitzenwachstum seiner Zellreihen, gleichviel ob es an einer Schnittfläche über oder in der Erde entsteht . . . .“ „Der berindete, verholzende, durch eine innere Meristemzone fortwachsende Kallus“ wird von Sorauer als Überwallungsrand bezeichnet; wir kommen auf Benennungen dieser Art bei Besprechung des Wundholzes (s. u.) zurück. Vgl ferner die von Reuber gegebene Definition. — Zusammenfassende Berichte bei Sorauer (Handbuch der Pflanzenkrankheiten 1909, 3. Aufl., **1**, 779 ff.) und Frank (Krankheiten der Pflanzen 1895, 2. Aufl., **1**, 63); weitere Beiträge bei den in den späteren Anmerkungen genannten Autoren.

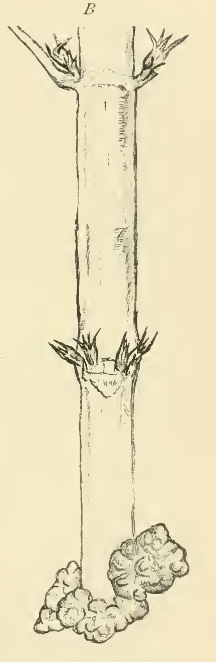
ausfüllen, und selbst in angeschnittene Gefäße kann das Kallusgewebe hineinwuchern; seine Oberfläche stellt oft bis in alle Einzelheiten einen Abguß der von ihm überwucherten Flächen dar.

Wichtig ist, daß dem Kallusgewebe niemals eine spezifische Form zukommt. Die üppigen Neubildungen, die beispielsweise an Stecklingen von *Populus* entstehen (vgl. Fig. 26*A*) nehmen auch dann, wenn sie sich frei entwickeln können, die verschiedensten Formen an und bedecken sich mit großen und kleinen, gesetzlos verteilten Höckern. Dazu kommt, daß die Kallusproduktion in vielen Fällen von vornherein nicht an allen Teilen der Schnittfläche gleich stark erfolgt, oft unterbleibt sie stellenweise sogar ganz.

Besonders auffallend durch ihre Form sind die unregelmäßigen, gekröseähnlichen Wucherungen des Stengels von *Lamium orvala* (Fig. 26*B*), die wachsgelben Kallusmassen, die an Stecklingen von *Catalpa syringifolia* entstehen und koralloid verzweigten Zäpfchen gleichen u. ähnl. m.

Über die mikroskopisch wahrnehmbaren Formen der Kallusgewebe wie die aus dem Mesophyll vorsprossenden Kallusfäden (Fig. 29) wird später zu berichten sein.





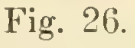


Fig. 26.
Verschieden gestaltete Kallusmassen. *A* stark entwickeltes Kallusgewebe von *Populus*. Nach SIMON. *B* gekröseähnlicher Kallus am Stengel von *Lamium orvala*.

Die Entwicklungsdauer des Kallus schwankt mit den herrschenden äußeren Bedingungen und dem Ernährungszustande des Versuchsobjektes innerhalb sehr weiter Grenzen.

Ursprung des Kallus.

Kallusgewebe kann an allen Organen entstehen, an Wurzeln, Achsen und Blättern, auch an den Organen der Blüten, am Perikarp und an Samen. Doch sind nicht immer sämtliche Teile einer Pflanze zur Kallusbildung befähigt.

Ferner können durch Verwundung alle lebendigen Bestandteile der bloßgelegten Gewebe zu Wachstum und Teilung angeregt werden. Zumeist werden allerdings an verwundeten Organen und isolierten Organstücken nur einzelne Gewebeformen zu ansehnlicher Kallusbildung herangezogen.

Die Leistungsfähigkeit der einzelnen Gewebearten ist sehr verschieden. Die Epidermis liefert in den seltenen Fällen, in welchen sie überhaupt in Aktion tritt, nur sehr spärliche Gewebemassen; erheblich leistungsfähiger ist das Grundgewebe; die Hauptmasse des Kallus aber wird bei Wurzeln und Stengelstücken gymnospermer und dikotyler Gewächse vom Kambium geliefert. In vielen Fällen ist dieses sogar das einzige Gewebe, welches imstande ist, Kallus zu produzieren. Bei Wunden der Achsen und Wurzeln kommen nächst dem Kambium die primäre und sekundäre Rinde, bei Achsen ferner noch das Mark in Betracht, die ebenfalls beträchtliche Gewebemassen liefern können — in manchen Fällen bleibt die Rinde hinter dem Kambium kaum zurück.

Die Bildung des Kallus erbringt somit den Beweis, daß durch Verwundung nicht nur meristematische Gewebe, wie das Kambium, zu erhöhter und abnormer Tätigkeit, sondern auch die Zellen der Dauergewebe, wie Rinde und Mark, zu ergiebigem Wachstum und reichlicher Teilung der Zellen angeregt werden können.

Entwicklungsgeschichte des Kallus.

Die Entwicklungsgeschichte des Kallus wird für die verschiedenen kallusliefernden Gewebe gesondert zu untersuchen sein.

Sehr einfach spielen sich die Vorgänge der Kallusbildung bei vielen Blättern und den Grundgewebsanteilen krautiger Achsen ab. Namentlich bei vielen Monokotyledonen wachsen die Zellen des Grundgewebes mächtig heran: die am Wundrande liegenden Zellen strecken sich senkrecht zur Wundfläche und können sich dabei weit über diese hervorwölben und das Volumen der normalen Mesophyllzellen um sein Mehrfaches hinter sich lassen.

Eigenartige Zellvergrößerungen füllen nach Verwundung der Interzellularräume den Stengel von *Hippuris vulgaris*[1]).

Bei manchen Nymphaeazeen sehen wir nach Verwundung die an Interzellularen grenzenden Zellen zu Fäden auswachsen, die entwicklungsgeschichtlich mit den „inneren“ Haaren durchaus übereinstimmen; die inneren Schleimhaare der *Brasenia peltata* hat Gürtler als pathologische, den Wundgeweben vergleichbare Bildungen erkannt[2]).

Nirgends fand ich stärkeren Zuwachs als bei den Mesophyllzellen von Orchideenblättern (*Vanda teres*, *Cattleya* u. a.), deren Wundfläche sich mit wahren Riesenzellen bedeckt und durch diese ein schon dem unbewaffneten Auge auffälliges körniges Aussehen bekommt (vgl. Fig. 27 u. 28). Ähnliches fand Sprenger bei *Bolbophyllum lopezianum*[3]). In den großen Zellen

1) Wächter, Wundverschluß bei *H. vulg.* L. (Beih. z. bot. Zentralbl. 1905, **18**, 447).

2) Gürtler, Über interzellulare Haarbildungen, insbesondere über die sogenannten inneren Haare der Nymphaeazeen und Menyanthoideen. Diss., Berlin 1905, 64.

3) Sprenger, Über den anatomischen Bau der Bolbophyllinae, Dissert., Heidelberg 1904.

liegen abnorm große Zellkerne mit umfangreichen Nukleolen: bei *Vanda teres* beobachtete ich Kerne von 48 μ Durchmesser.

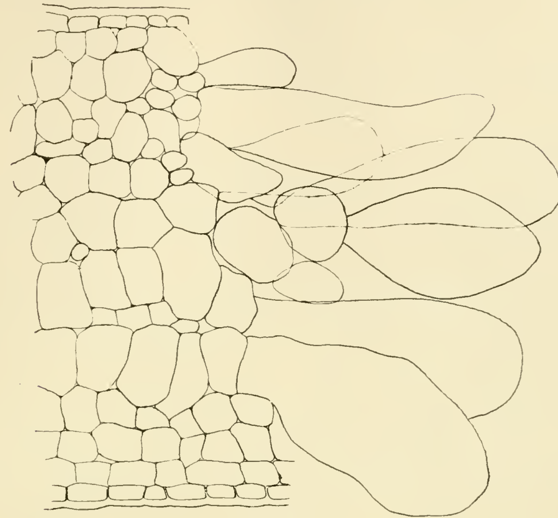


Fig. 27.

Kallusbildung durch Zellenwachstum. Querschnitt durch den Wundrand eines *Cattleya*-Blattes; einige der bloßgelegten Zellen sind zu großen Schläuchen ausgewachsen.

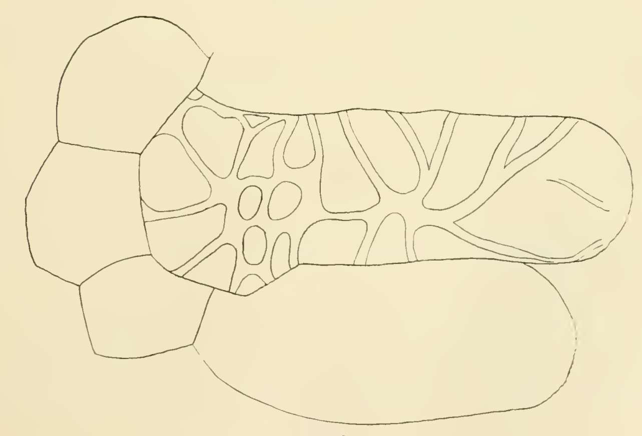


Fig. 28.

Kalluszellen mit netzförmigen Wandverdickungen. Einzelne Zelle von dem Wundrand eines *Cattleya*-Blattes bei stärkerer Vergrößerung (vgl. Fig. 27).

Die abnorm herangewachsenen Zellen, deren Summe in diesen und ähnlichen Fällen den „Kallus“ ausmacht, zeigen im allgemeinen keine bemerkenswerten histologischen Abweichungen von den unverändert gebliebenen Anteilen des entsprechenden Gewebes; zuweilen sind sie chlorophyllärmer als diese, da die Vermehrung der Chromatophoren mit dem Wachstum der Zelle nicht gleichen Schritt gehalten hat oder überhaupt ausgeblieben ist. Eine auffällige Ausnahme machen *Cattleya* und zweifellos wohl noch manche andere Orchideen, deren Blattkallus, wie Fig. 28 zeigt, netzförmige Membranverdickungen ausbildet. Im unteren Teil der Zelle sind die Maschen zwischen den einzelnen Verdickungsleisten eng und diese selbst kräftig entwickelt; am oberen Ende sind die Leisten meist flacher und zuweilen hier und da unterbrochen. Leider fehlte mir Gelegenheit, eine größere Anzahl anderer Orchideen auf ähnliche Bildungen hin zu untersuchen[1]).

An der Entstehung dieser bescheidenen Kallusbildung, die nur durch Vergrößerung der der Wundfläche nahe liegenden Zellen zustande kommen, kann sich mit dem Grundgewebe auch die Epidermis beteiligen; den gleichen Modus wie an Blättern beobachten wir an Epidermis und primärer Rinde jugendlicher Achsenstücke. Dabei ist es unmöglich, zwischen denjenigen Fällen und Objekten, bei welchen nur Zellenwachstum beobachtet wird, und denjenigen, bei welchen vereinzelte Zellenteilungen oder Teilungen in großer Zahl sich einstellen, prinzipiell zu unterscheiden. Selbst bei Untersuchung der nämlichen Spezies können an gleichen Gewebeformen bald Teilungen die Kallusbildung fördern, bald solche ausbleiben; außer den äußeren Bedingungen ist zweifellos auch der Ernährungszustand des von dem Trauma betroffenen Gewebes von maßgebender Bedeutung, indem dieser bald relativ üppige Kallusmassen zu liefern gestattet, bald es nicht über Zellenwachstum hinauskommen läßt.

Sowohl Epidermis als Grundgewebszellen sind imstande, bei der Kallusproduktion sich in allen Richtungen zu teilen, wie an Querwunden, die durch das Blatt gelegt werden, deutlich zu erkennen ist. Die Zellen strecken sich in der Richtung senkrecht zur Wundfläche und teilen sich parallel zu ihr. Wunden und gleichzeitig Bedingungen, welche der Kallusbildung förderlich sind, kommen durch den Fraß minierender Insektenlarven zustande. *Phytomyza ilicis*, deren Larven große „Plätze“ minierend freilegen, veranlaßt die Blätter von *Ilex aquifolium* zu üppigen Kallusbildungen, welche die normale Mächtigkeit des Mesophylls erreichen und übertreffen können und durch Wachstum der Grundgewebszellen senkrecht zur Oberfläche des Blattes zustande kommen; die zahlreichen Zellenteilungen sieht man in solchen Kallusbildungen fast alle in einer und derselben Richtung — nämlich parallel zur Blattoberfläche, senkrecht zur Wundfläche[2]) — erfolgen.

1) Die von v. Bretfeld (Über Vernarbung und Blattfall, Jahrb. f. wiss. Bot. 1880, **12**, 133) konstatierte Neigung vieler Orchideen zur Bildung netzfaseriger Membranverdickungen machen einen positiven Ausfall weiterer Prüfungen wahrscheinlich. Daß die Bildung besagter Wandverdickungen sich mit üppigem Wachstum der Zellen kombinieren kann, scheint v. Bretfeld entgangen zu sein. Vielleicht ist es von äußeren Bedingungen abhängig, ob Wachstum eintritt oder ausbleibt. Kultur im feuchten Raum dürfte auch hier, wie so oft, das Zustandekommen abnorm großer Zellen bedingen oder begünstigen.

2) Vgl. auch Hoffmann, R., Untersuchungen über die Wirkung mechanischer Kräfte auf die Teilung, Anordnung und Ausbildung der Zellen usw. Dissert., Berlin 1885.

Auffallend umfangreiche und vielzellige Kallusmassen, die fast ausschließlich durch Wachstum parallel zur Blattfläche und durch Teilungen senkrecht zu dieser zustande kommen, liefern die Laubknospen von *Populus nigra*, die quer durchschnitten und in feuchter Luft zur Kallusbildung gebracht werden.

Selten wird man die Ausbildung eines Mesophyllkallus zu solcher Mächtigkeit heranwachsen und seine Neigung zur Bildung vielzelliger,

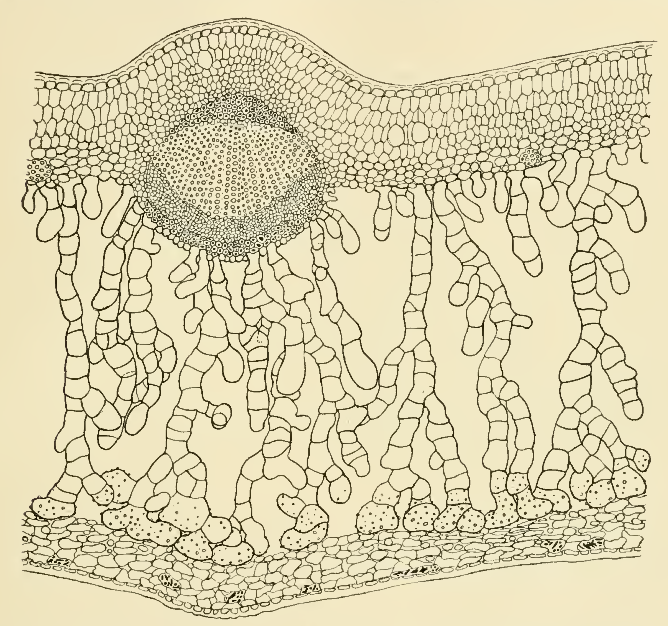


Fig. 29. Fädiger, vielzelliger Mesophyllkallus in einer Frostblase von *Buxus sempervirens.* Oben und unten mehrere Schichten des Mesophylls (die unteren sind abgestorben), dazwischen sehr lange verzweigte Kallusfäden. Nach SOLEREDER.

reich verzweigter Zellenfäden so stark betont sehen, wie in den Wunden, die bei Entstehung der Frostblasen in die Blätter des Buchsbaums gerissen werden (vgl. Fig. 29): die Fäden nehmen von dem oberen, lebend gebliebenen Anteil des Mesophylls und dem die Leitbündel umgebenden Gewebe ihren Ursprung, durchwachsen, wie SOLEREDER[1]) mitteilt, senkrecht oder auch parallel zur Blattfläche den Hohlraum der Blase und schieben sich sogar in die Interzellularräume der unteren toten Mesophyllhälfte vor. — Zu ganz ähnlichen Fadenbildungen wird das Mesophyll von *Buxus* auch durch künstlich angebrachte Verwundungen angeregt.

---

1) SOLEREDER, Über Frostblasen und Frostflecken an Blättern (Zentralbl. f. Bakt. 1904, Abt. II, **12**, 253).

Ähnliche fadenförmige Kallusproliferationen entstehen aus Fruchtgewebe; ich glaube hier die „Wollstreifigkeit“ der Äpfel einreihen zu sollen. Nach SORAUER[1]) wachsen an der Innenwand der Kernhauskammern streifenartige Zellgruppen zu dichten „wolligen“ Büscheln fadenartig verlängerter Zellreihen aus (Fig. 30).

Besondere Erwähnung verdienen noch die umfangreichen Kalluswülste, die an den stärkereichen Kotyledonen der Leguminosen nach deren Loslösung von der Achse entstehen. Sehr zellenreich sah ich sie bei *Vicia* werden. Auch hier strecken sich die unter der Schnittfläche liegenden Zellen senkrecht zu dieser und teilen sich wiederholt ohne erkennbare Gesetzmäßigkeit[2]).

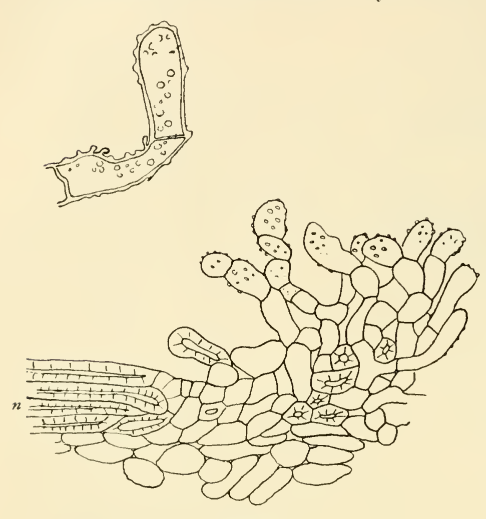


Fig. 30.
Wollstreifen des Apfelkernhauses. Rechts fadenähnliche Zellwucherungen; *n* normales Gewebe. Auf der Außenseite der Membranen (Fig. links) sind tropfenähnliche Protuberanzen sichtbar. Nach SORAUER.

Ebenso wie Epidermis und Grundgewebe des Blattes verhalten sich hinsichtlich der Kallusbildung die primären Gewebe der Achsen. Die Beteiligung der Epidermis bleibt eine schwache (Achsen von *Ricinus* u. a.[3]); das Gewebe der primären Rinde aber kann kräftig wuchern (Stecklinge von *Salix* usw.), so daß der Kallus als glitzernder Belag schon für das unbewaffnete Auge erkennbar wird. Die unter der Wundfläche liegenden Zellen strecken sich senkrecht zu dieser und teilen sich wiederholt durch unregelmäßig orientierte Wände. Entwicklungs-

1) SORAUER, Handb. der Pflanzenkrankh. 1909, 3. Aufl., **1**, 324. „Bei Beschreibungen der Apfelsorten findet sich als Merkmal hier und da der Ausdruck „Kernhaus zerrissen“. Den beigefügten Abbildungen nach soll damit ein Zustand der pergamentnen Fruchtblätter angedeutet werden, bei welchem die Innenwände der Kammern der Kernhäuser nicht eine gleichmäßig glatte und feste, sondern eine von weißwollig erscheinenden, schräg von innen nach außen aufsteigenden Streifen durchzogene Fläche darstellen.“

2) Weitere Angaben über den Kallus an Blättern auch bei MASSART, a. a. O.; BLACKMAN u. MATTHAEI: On the reaction of leaves to traumatic stipulation. (Ann. of Bot. 1901, **15**, 553); ADERHOLD, Über die Sprüh- und Dürrfleckenkrankheit des Steinobstes. (Landw. Jahrb. 1901, **30**, 771) u. a. m.; BUSCALIONI e MUSCATELLO, Contrib. allo studio delle lesioni fogliari (Malpighia 1911, **24**, **27**); SCHNEIDER-ORELLI, Die Miniergänge von *Lyonetia clerkella* und die Stoffwanderung in Apfelblättern (Zentralbl. f. Bakt. 1909, Abt. II, **24**, 158).

3) Vgl. MASSART, Recherches sur la cicatrisation chez les végét. (Mém. cour. etc. Acad. Belgique 1898, **57**).

geschichtlich zusammengehörige Reihen von Zellen kommen hier im allgemeinen nicht zustande. Vorwiegend tangentiale Zellteilungen beobachtete ich zuweilen in der primären Rinde jugendlicher *Sambucus*-Sprosse.

Am häufigsten auf Kallusbildung untersucht worden sind die Achsen der Holzgewächse — Stengelstücke von *Populus*, *Salix*, *Rosa* usw. — an deren Quer- und Längsschnittwunden, Ringelungen usw. namentlich dann, wenn die Objekte in feuchter Luft sich befinden, eine überaus energische und auffallende Kallusbildung zu erfolgen pflegt.

Ähnliche Leistungsfähigkeit wie den Achsen kommt hinsichtlich der Kallusbildung den Wurzeln vieler Pflanzen zu.

Bei Organen oder Organstücken beiderlei Art spielt das Kambium als Kallusbildner eine hervorragende Rolle, doch können auch andere Gewebe wie Rinde und Mark an der Kallusproduktion sich beteiligen.

Zunächst soll uns die Entwicklung des vom Kambium gelieferten Kallus beschäftigen.

Stellt man Stecklinge von *Populus nigra* u. a. in Wasser und überdeckt sie mit einer Glocke, so daß ihr oberes Ende sich in feuchter Luft befindet, so treten in den Kambiumzellen nahe der oberen Wundfläche sehr bald Teilungen auf: die Kambiumzellen septieren sich durch Wände senkrecht zu ihrer Längsachse und liefern somit kurze prismatische Elemente, die ihrerseits bei sehr kräftigem, in der Richtung des Radius erfolgendem Wachstum durch tangentiale Wände sich außerordentlich lebhaft teilen und ein abnorm intensives Dickenwachstum des Stecklings in der Nähe der Wunde herbeiführen[1]).

Fig. 31 stellt einen Längsschnitt durch das obere Ende eines schief zugeschnittenen[2]) Stecklings dar. Auf seiner Schnittfläche hat sich bereits ein mächtiger Kallusring (*K*) entwickelt. Das Kambium ist durch die Verwundung zu außerordentlich reichlicher Zellenteilung angeregt worden: nicht nur unmittelbar an der Schnittfläche, sondern auch noch in beträchtlichem Abstand unter dieser ist ein abnorm lebhaftes Dickenwachstum eingetreten, das an der Schnittfläche am stärksten, nach unten zu immer schwächer sich betätigt, so daß der Steckling an seinem oberen Ende kegelförmig aufgetrieben erscheint. Den Keil, der sich zwischen Xylem und Phloëm gebildet hat, können wir mit TH. HARTIG als „Lohdenkeil" bezeichnen[3]). Oben an der Schnittfläche dringt das neu entstandene Gewebe (K) als Ringwulst hervor.

Die anatomische Untersuchung zeigt, daß beim Zustandekommen der Neubildung die Kambiumzellen sich in derselben Weise geteilt haben, wie unter normalen Verhältnissen: der Lohdenkeil besteht aus radialen Reihen von Zellen, deren entwicklungsgeschichtliche Zusammengehörigkeit sich überall ohne weiteres übersehen läßt, ausgenommen in den obersten Zellenlagen und dem vorgewölbten Ringwulst, in welchem meist Zellteilungen in allen möglichen Richtungen, aber keine gesetzmäßige Reihenordnung mehr sich erkennen lassen. Schnitte durch sehr jugendliche Kallusgewebe zeigen aber, daß hinsichtlich der Richtung der ersten Teilungen keine Abweichung vom Normalen vorliegt: die septierten Kambiumzellen teilen sich parallel zur Längsachse in tangentialer Richtung, in den Pro-

1) Vgl. die entwicklungsgeschichtlichen Angaben von STOLL (a. a. O.) und DE VRIES.

2) Die Untersuchung der Kambiumprodukte wird erleichtert, wenn man auch an schief zugeschnittenen Stecklingen Querschnitte anfertigt (vgl. Fig. 31 u. 32).

3) HARTIG, Lehrb. f. Förster, 9. Aufl., **1**, 227.

dukten ihrer Teilungen entstehen später Querwände wechselnder Orientierung. Fig. 32 veranschaulicht das Gesagte: die unmittelbar an der Schnittfläche (*W*) anliegenden Kambiumzellen sind zugrunde gegangen; die nächstfolgenden haben — durch Teilungen in tangentialer Richtung — einige wenige Zellen geliefert, die nächsten haben sich vielmals geteilt. Die Anordnung der Teilungsprodukte läßt die entwicklungsgeschichtliche Zusammengehörigkeit noch erkennen: die äußeren Teile dieser reihenförmigen Kom-

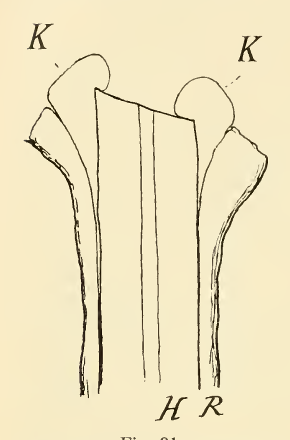


Fig. 31.
Kambialkallus. Längsschnitt durch das kallustragende Ende eines Stecklings von *Populus*. Bei *K—K* haben sich aus dem Kambium ansehnliche Kallusmassen entwickelt, *H* Holz, *R* Rinde.

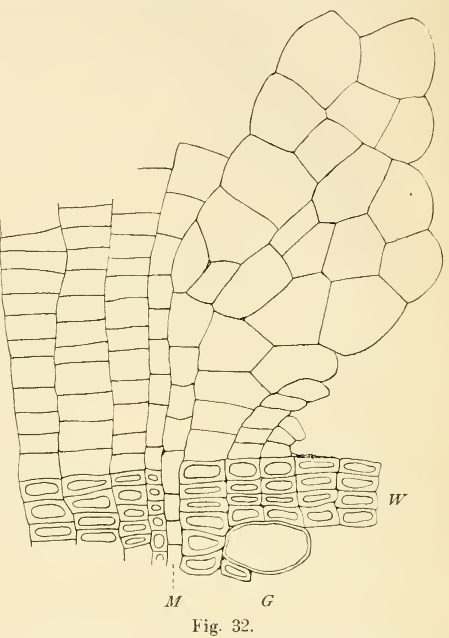


Fig. 32.
Kambialkallus. Querschnitt durch das kallustragende Ende eines schief angeschnittenen Stecklings von *Populus*: unten Xylem mit Gefäß (*G*) und Markstrahl (*M*), oben großzelliger Kallus. Bei *W* die Schnittfläche.

plexe, in welchen Querteilungen nach den verschiedensten Richtungen erfolgt sind, helfen bereits den außen sichtbaren Kalluswulst bilden, ihre inneren, dem Xylem benachbarten Teile stellen noch regelmäßige Reihen mit durchweg parallelen Wänden dar. Von den folgenden Zellenkomplexen — links in der Figur — sind nur noch die inneren regelmäßigen Abschnitte auf der Zeichnung dargestellt. Die Abbildung zeigt zugleich, daß sich die Zellen des Markstrahlmeristems in derselben Weise an der Kallusbildung beteiligen können, wie die benachbarten septierten Kambiumzellen.

Ganz ähnliche Zellenteilungen wie an Querwunden, machen die Zellen des Kambiums unter dem Einfluß von schief liegenden oder längs verlaufenden Wunden durch; die Richtung, in welcher neue Zellen vom Kambium produziert werden, ist immer dieselbe und entspricht der Teilungsrichtung,

in welcher auch bei der normalen Gewebebildung die Kambiumzellen sich teilen. Später freilich können die Abkömmlinge des Kambiums in allen Richtungen sich teilen.

Die nächste Abbildung (Fig. 33) stellt den üppig entwickelten Lohdenkeil (C) einer Ulme im Längsschnitt dar. Soweit die Zellen in deutlich erkennbaren Reihen liegen, sind diese in der Figur als Kurven im Lohdenkeil eingetragen. Die untersten (innersten) dieser Kurven sind nur schwach oder kaum gekrümmt, die oberen (äußeren) dagegen recht stark. Da die Zellen des Lohdenkeils nicht nur in radialer Richtung wachsen, sondern auch in der Richtung der Längsachse, erklärt es sich, daß die radialen Zellenreihen sich nach der Schnittfläche zu vorwölben, bis sie schließlich zerreißen, wie bei z in der Figur. Von dieser Rißstelle an sind die Zellteilungen sehr unregelmäßig; bei dem dargestellten Kallus der Ulme lassen sich immerhin noch seine nach außen gewandten Zellenreihen deutlich erkennen.

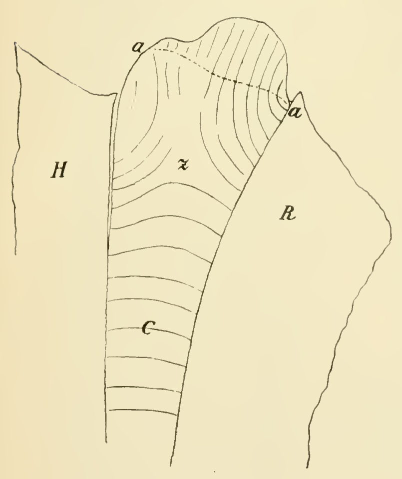


Fig. 33.
Kambialkallus. Längsschnitt durch den Lohdenkeil einer Ulme, H Holz, R Rinde, C der aus dem Kambium hervorgegangene „Lohdenkeil“. Vgl. im übrigen den Text.

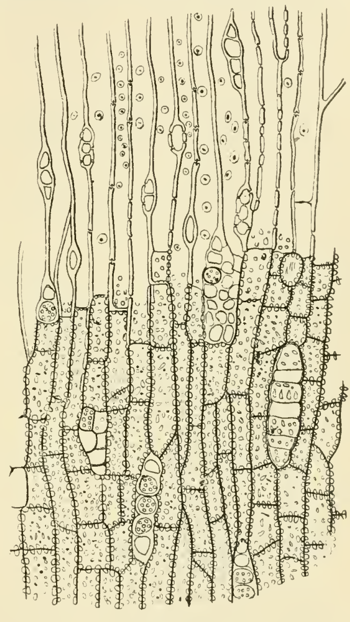


Fig. 34.
Wirkung der Verwundung auf die jungen Holzzellen bei *Abies cephalonica*; tangentialer Längsschnitt vom oberen Wundrand einer Ringelwunde; oben normale Tracheïden, unten (dem Wundrand nahe) Parenchym, in der Mitte einige Zellen, die oben Tracheïdencharakter zeigen, unten den der Holzparenchymzellen. Nach Mäule.

Die weitere Vergrößerung der Kallusgewebe wird oft durch Auftreten einer neuen meristematischen Zone in ihm vermittelt, deren Lage verschieden sein kann. In Fig. 33 bei ist a—a eine solche angedeutet.

Ebenso wie die Kambiumzellen selbst verhalten sich auch die Zellen der jüngsten Rindenschichten — von jenen nicht immer scharf zu trennen — die dasselbe kurzzellige Parenchym liefern wie die kambialen Elemente. Die Koniferen, soweit bis jetzt untersucht, nehmen insofern noch eine Sonderstellung ein, als bei ihnen auch die jüngsten unverholzten Elemente des Holzkörpers durch den Wundreiz zu analogen Veränderungen angeregt werden: sie septieren sich und liefern Parenchymzellen[1]. Fig. 34 zeigt auf einem Tangentialschnitt, der oberhalb einer Ringelwunde von *Abies cephalonica* geführt ist, oben normale Tracheiden mit Hoftüpfeln, unten die durch Segmentierung der jungen Holzelemente entstandenen parenchymatischen Zellen mit unbehöften Tüpfeln. Den Übergang zwischen beiden Zonen vermitteln einige Zellen, die in ihrem oberen Teil den Charakter der Tracheïden, unten dagegen die Tüpfelung der Parenchymzellen zeigen. —

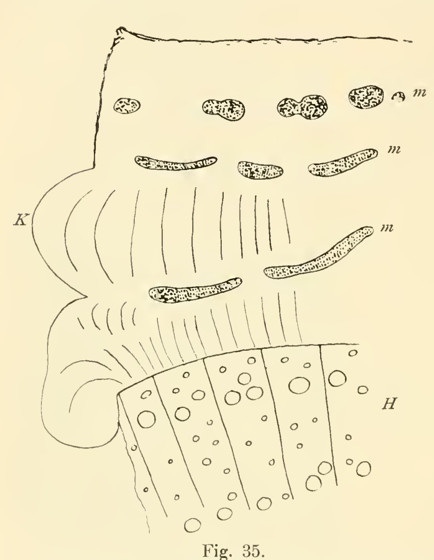


Fig. 35.
Kambial- und Rindenkallus. Querschnitt durch das obere Ende eines (schief geschnittenen) Pappelstecklings. *H* Holz, *m* Bastfasergruppen, *K* Kallus der Rinde, darunter Kallus des Kambiums. Die Zellen des Kallus in regelmäßigen radialen Reihen, die in der Figur durch eingetragene Kurven veranschaulicht sind.

Die sekundäre Rinde nimmt nicht nur mit ihren jüngsten Elementen, von welchen eben die Rede war, sondern zuweilen mit allen ihren Schichten oder wenigstens mit den letzten Jahrgängen an der Kallusbildung teil. Von allen Stecklingen, die ich untersuchte, bilden die von *Populus* den reichlichsten Rindenkallus. Auch hier entstehen durch tangentiale Zellteilungen regelmäßig radiale Reihen, die sich an der Schnittfläche wulstartig vorwölben, so wie es für den Kambiumkallus anzugeben war (vgl. Fig. 35).

Der Rindenkallus verschmilzt meist mit dem benachbarten Kambiumkallus zu einem einheitlichen Gewebewulst, so daß sich ohne mikroskopische Untersuchung oft nicht bestimmen läßt, welcher Anteil bei einem Kallus der Rinde bzw. dem Kambium zukommt, und ob überhaupt die erste tätig war oder nicht[2].

1) Mäule, Der Faserverlauf im Wundholz (Bibl. botan. 1895, **33**).

2) Auch bei *Populus* ist die Beteiligung der Rinde an der Kallusbildung bei verschiedenen Stecklingen sehr ungleich; oft bleibt sie ganz aus. In einem Falle sah ich den Kambiumkallus nur ganz schwach sich entwickeln und dafür den Rindenkallus überaus reichlich proliferieren.

Bei Pflanzen mit markständigem Phloëm lassen sich durch Verwundung auch die Zellen des letzteren zur Teilung und Kallusbildung anregen (Beobachtungen an *Eucalyptus*). —

Das Mark proliferiert zwar vielfach und gleicht in seiner Befähigung zur Kallusbildung anderen primären Geweben; nur selten aber liefert es so große Gewebewülste wie an den Stecklingen von *Populus*. 10—20 Tage nach der Verwundung wird bei diesen über dem Mark eine scheibenähnliche, meist sternförmig gelappte Kallusmasse sichtbar, die oft sich stattlich vergrößert, die Wundfläche des Xylems überwallend dem Kambiumkallus entgegenwächst und mit ihm sich vereinigen kann. Auf Längsschnitten sieht man, daß die obersten Zellenlagen des Markes nach der Verwundung abgestorben sind, und die nächstfolgenden sich senkrecht zur Wundfläche gestreckt und wiederholt geteilt haben. Auch hier fehlt von vornherein eine bestimmte Teilungsrichtung, geordnete Zellenreihen kommen im allgemeinen nicht zustande.

Die Besprechung der Zellen des Holzparenchyms ist bis zum Schluß verspart geblieben, da diese hinsichtlich ihrer Beteiligung an der Kallusbildung eine besondere Rolle spielen. Sie sind die einzigen Elemente des alten Holzes, die überhaupt noch wachstums- und teilungsfähig sind und kommen schon deswegen allein von diesen noch für die Kallusbildung in Betracht. STOLL[1]) beobachtete, daß die Holzparenchymzellen von *Passiflora quadrangularis* in die Gefäße hinein und aus diesen hervorwachsen, außerhalb des Holzkörpers sich dann wiederholt teilen und einen zellenreichen Kallus liefern, der sich mit dem des Kambiums und des Markes vereinigt. Fig. 36 zeigt, daß die Holzparenchymzellen und ihre Abkömmlinge die Wundfläche des alten Holzes mit einer dünnen Kallusschicht überziehen können.

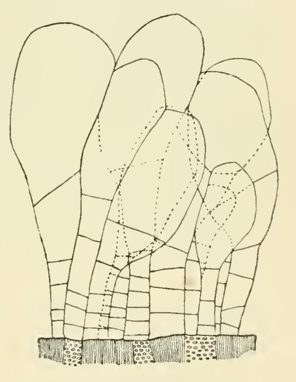


Fig. 36.
Kallusbildung des Holzparenchyms an Stecklingen von *Populus nigra*. Nach SIMON.

Weiterhin aber bekommen die Veränderungen, welche die Holzparenchymzellen nach Verwundung erfahren, noch durch ihre Lage inmitten des Holzgewebemassivs und neben den Gefäßen besondere Eigentümlichkeiten, die es rechtfertigen mögen, wenn wir ihren Wachstumsprodukten, den Thyllen, weiter unten ein besonderes Kapitel widmen.

Histologische Struktur des Kallus.

Histologisch sind die Kallusgewebe durch ihre geringe Differenzierung gekennzeichnet. Ist der Kallus spärlich, wie an den Wunden vieler Blätter, so ist von vornherein jede Differenzierung ausgeschlossen. Selbst so zellenreiche Kallusprodukte, wie sie Fig. 29 (Frostblasen) darstellt, bestehen durch-

1) STOLL (1874, a. a. O.); über die Beteiligung des Holzparenchyms von *Vitis* an der Kallusbildung vgl. TOMPA, Soudure de la greffe herbacée de la vigne (Ann. inst. ampél., Budapest 1900, **1**, Nr. 1).

weg aus gleichartigen Zellen. Sie unterscheiden sich in diesen und ähnlichen Fällen von den Zellen ihres normalen Mutterbodens durch ihre Größe (vgl. Fig. 29 u. 32) und den schwächer entwickelten Chlorophyllapparat. Daß die Zellen schwach entwickelter Kallusmassen tracheale Ausbildung der Zellwände erfahren, wie es für die oberflächlich gelegenen Zellen des *Cattleya*-Kallus zu beschreiben war (vgl. Fig. 28), ist ein seltener Fall.

Auch bei reichlicher Gewebeproduktion, wie an den Stecklingen vieler Holzgewächse, bestehen die Kalluswülste zunächst durchweg aus gleichartigen Zellen, sie sind vollständig homogen gebaut. Die einzelnen Zellen sind stets dünnwandig, gefüllt mit klarem Plasma und fast immer farblosem Zellsaft. Bei langsam wachsenden Kalluswucherungen ist das Gewebe meist kleinzellig und dicht, nur in den äußeren Zellenlagen sind größere Interstitien sichtbar; bei schnell wachsenden sind die Zellen gewöhnlich groß, locker geschichtet und namentlich in den äußeren Schichten durch große Interzellularräume von einander getrennt. Bei dem Kallus von *Cydonia japonica* u. a. sah ich den Gewebeverband oft so locker werden, daß die Zellen sich fast völlig voneinander lösten.

Werden Kallusgewebe am Lichte belassen, so ergrünen sie: ihre Chloroplasten sind aber stets gering an Zahl, klein und arm an Pigment, die Kalluswülste daher stets nur mattgrün, zuweilen mehr gelb als grün wie bei *Catalpa*.

Bestimmte Gesetze, welche das Größenverhältnis zwischen den Zellen des Kallus und seines Mutterbodens bestimmen, sind nicht erkennbar: bei *Populus* z. B. besteht der Kambiumkallus aus Zellen, die erheblich größer sind als die seines Mutterbodens, während die Produkte des Markes kleiner als die normalen Markzellen sind.

Die Homogenität des Gewebes bleibt, wenn ansehnliche Kallusmassen entstehen, nicht dauernd erhalten; vielmehr machen sich mancherlei Differenzierungen in ihm geltend[1]). Vor allem sehen wir einige der Kalluszellen — namentlich in den inneren Schichten des Kallus — durch netzförmige Verdickung und Verholzung ihrer Wände sich zu Tracheïden umwandeln. Sehr deutlich läßt sich ihre Bildung am Kallus von Pappelstecklingen verfolgen. Fig. 37 zeigt einen Teil aus dem Kallus von *Populus*: die großlumigen, zartwandigen, regellos orientierten Parenchymzellen umschließen eine Tracheïde mit netzförmig verdickter Wand. Während in dem Lohdenkeil, besonders in seinem untersten Teil, sehr zahlreiche Zellen trachealen Charakter annehmen (Fig. 49), sind in dem äußeren Kalluswulst Tracheïden relativ selten. Ihre Verteilung in dem undifferenzierten Gewebe ist regellos. Allerdings sind meist die unteren, der Ursprungsstelle des Wulstes nahen Schichten reicher mit Tracheïden ausgestattet, als die äußeren. Die Tracheiden haben naturgemäß dieselben wechselnden — rundlichen und eckigen — Formen, wie die Zellen des Kallus überhaupt, stellen also Parenchymzellen dar. Durch Umdifferenzierung mehrerer benachbarter Kalluszellen kommen Tracheidengruppen zustande, die als isolierte Xylemkerne im Kallusgewebe liegen, später aber miteinander in Verbindung kommen können, indem sich die zwischen ihnen liegenden Zellen des Kallus ebenfalls zu Tracheïden umwandeln. Wir werden auf diese Xylemkerne und -streifen später bei Besprechung des Wundholzes zurückkommen.

Die Zellen der oberflächlichen Schicht des Kallus werden bei *Populus*-Stecklingen niemals zu Tracheïden. Daß die Zellen des Kallus

1) Vgl. z. B. Stoll, a. a. O. 1874; Küster, 1. Aufl. 1903, 164 ff.; Simon, a. a. O. 1908.

der Orchideenblätter sich in diesem Punkte anders verhalten, war schon zu erwähnen (vgl. Fig. 28).

Nicht nur die Derivate des Kambiums können zu Tracheïden werden, sondern auch der aus sekundärer Rinde und Mark entstandene Kallus vermag dieselben Elemente zu bilden. Dieselbe Differenzierung erfährt der Kallus verletzter Kotyledonen (*Vicia* usw.), ebenso wie der Kallus der Blattstiele (Untersuchungen an *Salix* und *Populus*), der Wurzeln (*Taraxacum*) u. a.

Wenn Sproßstecklinge von *Populus* in mäßig feuchter Luft gehalten werden (65—70% Luftfeuchtigkeit), differenzieren sich manche Zellen in ihm — namentlich in seinen äußeren Schichten — zu Steinzellen mit getüpfelten, bald mehr, bald minder stark verdickten Membranen, die ebenso zu Gruppen vereinigt erscheinen können, wie die Tracheïden; die Steinzellgruppen können wachsen, indem sich die ihnen anliegenden, zunächst noch dünnwandigen Parenchymzellen, zu ebensolchen Steinzellen umdifferenzieren. Simon, der auf diese Zellenformen aufmerksam gemacht hat[1]), beschreibt die Übergänge, welche rundlich und isodiametrisch gestaltete Steinzellen mit faserartig lang gestreckten, dickwandigen Elementen verbinden. Rindenkallus und Markkallus sind ebenso wie der von Kambium gelieferte zur Produktion von Steinzellen befähigt. Dieselben dickwandigen Elemente fand Voges im Wundgewebe der durch Hagelschlag geschädigten *Pirus*-Zweige[2]).

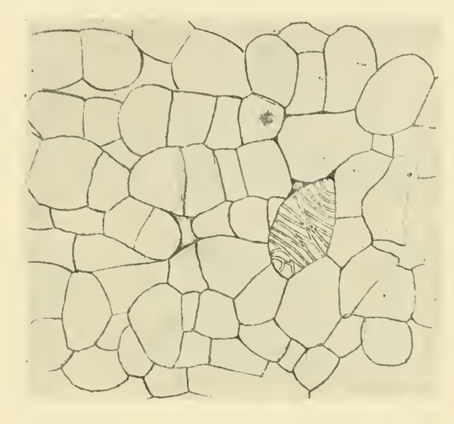


Fig. 37.
Differenzierung im Kallusgewebe (*Populus pyramidalis*). Zwischen den dünnwandigen Parenchymzellen liegt eine Tracheïde.

Steinzellen findet Wyneken im Kallus der Blätter von *Ilex aquifolium*[3]).

Als Kallusgewebe, die nach „physiologischer" Verwundung entstehen, sind die Füllmassen aufzufassen, die nach Sprengung des mechanischen Ringes vieler dikotyler Achsen in die Lücken hineinwuchern; ihre Zellen werden dickwandig und der fragmentierte Bastfaserring wird durch die neu entstandenen Steinzellen zu einem „gemischten mechanischen Ring" ergänzt[4]). —

1) Simon, a. a. O. 1908, 359, 454.

2) Voges, Über Regenerationsvorgänge nach Hagelschlagwunden an Holzgewächsen (Zentralbl. f. Bakt. 1913, Abt. II, **36**, 532).

3) Wyneken, Zur Kenntnis der Wundheilung an Blättern. Dissertation, Göttingen 1908.

4) Vgl. z. B Gädecke, Das Füllgewebe des mechan. Ringes. Dissert. Berlin 1907; dort weitere Literatur.

Weiterhin stellt die Entwicklung eines Hautgewebes einen auffälligen Differenzierungsvorgang am Kallus dar. Auch diesen können wir gut am Kallusgewebe der Pappelstecklinge studieren. Die äußersten Lagen des Kallus unterscheiden sich von den inneren zunächst durch das größere Volumen der einzelnen Zellen: diese sind blasig oder lang schlauchförmig aufgetrieben. Ihre Wände, soweit sie mit der Luft in Berührung stehen, geben die Reaktion verkorkter Häute, indem sie Sudan III reichlich aufnehmen, und färben sich gleichzeitig mit Phloroglucin und Salzsäure wie verholzte Membranen; dieser Reaktion liegt offenbar eine ähnliche oder dieselbe Substanz zugrunde, welche als „Wundgummi" in den verschiedensten Pflanzen, in Wundgeweben der verschiedensten Art auftritt und bei Besprechung des Schutzholzes uns noch beschäftigen wird. Bei genauerer Betrachtung fallen auf den Außenwänden der Zellen noch zarte, farblose, tropfenartige Erhabenheiten auf, die offenbar NOACKS „Schleimranken"[1]) entsprechen und überhaupt auf den Zellwänden abnormer Gewebebildungen (vgl. Fig. 29 u. 30) häufig sind, und auffälligere Dimensionen erreichen als es an der Oberfläche normaler Zellen der Fall zu sein pflegt; meist haben sie halbkugelige Form oder gleichen gestielten Kügelchen. VÖCHTING nimmt an, daß sie aus Pektinverbindungen bestehen[2]).

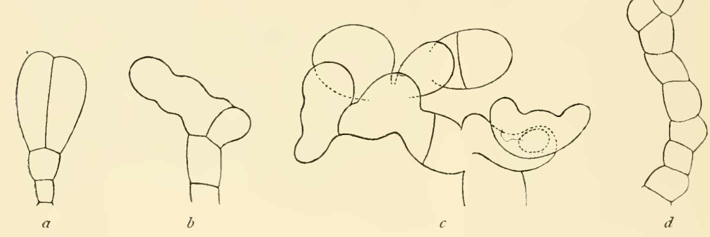


Fig. 38. Haarartige Bildungen von der Oberfläche des Kallus (Kohlrabiknollen). Nach VÖCHTING.

Mit den fingerförmig sich vorstreckenden Zellen, die an der Kallusoberfläche nicht selten wahrgenommen werden, oder den frei hervorragenden Kalluszellfäden ist bereits der Anfang zur Produktion von Haaren gemacht, die VÖCHTING für den Kallus der Kohlrabiknollen näher studiert hat[3]); einige Formen, die mit den aus normalen Epidermen sich entwickelnden große formale Übereinstimmung zeigen, sind in Fig. 38 wiedergegeben.

Kristalle — Einzelkristalle wie Drusen — sind im Kallus vielfach anzutreffen (z. B. bei *Populus*, *Fagus*, *Corylus* u. v. a.), meistens jedoch in geringerer Menge als in den normalen Geweben. Raphiden finden sich (nach SORAUER) im Kallus von *Fuchsia*. Nach STOLL (a. a. O.) bilden sich

1) NOACK, Über Schleimranken in den Wurzelinterzellularen einiger Orchideen (Ber. d. D. bot. Ges. 1892, **10**, 645); MATTIROLO e BUSCALIONI, Sulla struttura degli spazii intercellulari nei tegumenti seminali delle Papilionaceae (Malpighia 1889, **3**). Über das Auftreten derselben Gebilde an den Zellen pathologischer Gewebe vgl. z. B. NYPELS, Notes de pathologie végétale (C. R. Soc. Bot. Belgique 1897, **37**, 246; „prolongements de la membrane cellulaire"); V. ALTEN, Zur Thyllenfrage. Kallusartige Wucherungen in verletzten Blattstielen von *Nuphar luteum* SM. (Bot. Zeitg. 1910, Abt. II, **68**, 88).

2) VÖCHTING, Unters. z. experim. Anat. u. Pathol. d. Pflanzenkörpers 1908, 32.

3) VÖCHTING, a. a. O. 1908, 90, 91.

Steinzellen im Kallus von *Camellia japonica*, Gummigänge bei *Hibiscus reginae*, Bildung von Anthozyan beobachtete ich besonders kräftig im Blattkallus von *Ilex aquifolium*, reich an Stärke ist nach Rechinger[1]) der Kallus der Wurzeln von *Armoracia rusticana*; im Kallus vieler Laubhölzer fallen die Gerbstoffvakuolen auf. Milchröhren liegen im Kallus von *Taraxacum*-Wurzeln u. a.

Die blasen- oder fingerförmigen Zellen der Kallusoberfläche gehen früher oder später zugrunde; dann bildet sich an der Oberfläche des Kallus eine Wundkorkschicht (s. u.).

Von den im Kallus entstehenden Meristemen, welche die mit den erwähnten Tracheïdengruppen gelieferten Wundholzanfänge vergrößern, wird weiter unten die Rede sein.

Bedingungen der Kallusbildung.

Wie aus der Praxis längst bekannt, verhalten sich die verschiedenen Gewächse hinsichtlich ihrer Kallusproduktion sehr verschieden. Sowohl die Zeit, deren die verwundeten Gewächse bedürfen, um ihren Kallus zu entwickeln, als auch der Umfang des ausgebildeten Kallus schwankt bei den verschiedenen Pflanzen innerhalb weiter Grenzen.

Sehr rasch entwickelt sich der Kallus z. B. an jugendlichen *Pisum*-pflänzchen; an Kotyledonen von *Phaseolus* und *Vicia* erreicht der Kallus unter günstigen Verhältnissen schon wenige Tage nach der Verwundung beträchtlichen Umfang. An Stecklingen von Holzgewächsen ist die Kallusbildung träger: *Sorbus* entwickelt schon vor Ablauf der 1. Woche reichlichen Kallus, auch *Populus*, *Salix* u. v. a. reagieren relativ schnell, während Monate vergehen, bis Stecklinge von *Ostrya* einen mäßig starken Kallusring auf der Schnittfläche zeigen.

Ähnliche Unterschiede bestehen hinsichtlich der Quantität der ausgewachsenen Kallusgewebe. | Unter den zahlreichen Holzgewächsen, mit deren Stecklingen ich mich beschäftigte, steht *Populus* obenan: in feuchter Luft wuchern an der Schnittfläche Gewebemassen von oft als mehr 1 cm Höhe und Breite hervor (Fig. 26 *A*). Stecklinge vieler anderer Holzgewächse bringen nur einen niedrigen Kallusring zustande (*Ulmus*, *Salix*, *Ostrya*, *Quercus* u. a.). Bei *Ulmus* und *Populus* macht sich der von der Wundstelle ausgehende Reiz auch noch in beträchtlicher Entfernung von der Schnittfläche geltend; durch abnorme Teilungstätigkeit des Kambiums wird die Rinde abgespreizt, gelegentlich auch zerrissen. Bei den meisten anderen Holzgewächsen erfolgen reichliche Zellteilungen nur in nächster Nähe der Wundstelle.

Wie sich von vornherein erwarten läßt, wird auch der Ernährungszustand des Untersuchungsobjektes auf die Kallusbildung von Einfluß sein. Vergleichen wir die nährstoffreichen Organe einer Pflanze mit nährstoffärmeren derselben Spezies, so finden wir, daß die ersteren reichlichere Wundgewebe bilden als diese: sehr auffällig ist z. B. der Unterschied zwischen den eiweiß- und stärkegefüllten Kotyledonen vieler Leguminosen (*Vicia*, *Phaseolus* usw.), die an Schnittflächen ihr Gewebe außerordentlich

---

1) Rechinger, Untersuchungen über die Grenzen der Teilbarkeit im Pflanzenreich (Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1894, **43**, 310).

üppig proliferieren lassen, während die dünnen Laubblattspreiten derselben Pflanzen nur schwachen Kallus entwickeln. Denselben Unterschied zwischen Kotyledonen und Laubblättern finden wir bei den Kürbisgewächsen (*Luffa*, *Cucumis* u. a.) usw. Selbstverständlich unterscheiden sich die genannten Organe auch durch andere für die Kallusbildung wichtige Faktoren als den Gehalt an plastischem Material. Daß sich an Blattwunden (Kotyledonen) in unmittelbarer Nachbarschaft der stärkeren Nerven ein üppigerer Kallus bildet als zwischen diesen, läßt sich vielleicht ebenfalls auf ungleiche Ernährungsverhältnisse zurückführen. — Ob und innerhalb welcher Grenzen auch künstliche Nährstoffzufuhr von außen — Behandlung mit Zuckerlösung oder ähnlichem — die Kallusbildung nährstoffarmer Organe zu fördern vermag, wurde noch nicht untersucht.

Hinsichtlich der äußeren Bedingungen, welche sich im Experiment nach Belieben modifizieren und in ihrer Wirkung studieren lassen, ist folgendes hervorzuheben.

Vorbedingung für jede Kallusbildung ist die Einwirkung der nötigen Feuchtigkeit auf die verwundeten Gewebe — gleichviel ob in flüssigem oder dampfförmigem Aggregatzustand: sowohl unter Wasser als auch in feuchter Luft kann Kallus gebildet werden, in trockener Luft bleibt die Kallusbildung aus. Viele Gewächse bilden freilich ihren Kallus nur in der feuchten Luft, und bei allen erfolgt die Kallusbildung in feuchter Luft reichlicher als unter Wasser — vermutlich wegen der herabgesetzten Sauerstoffaufnahme [1]) und Transpiration in letzterem. — Schwerkraft und Licht entscheiden zwar nicht über Ausbildung bzw. Nichtausbildung des Kallus, wohl aber entwickelt sich dieser in Dunkelkulturen vielfach reichlicher als am Licht (z. B. bei *Populus*); der im Dunkeln gesteigerte Feuchtigkeitsgehalt der Luft ist vielleicht die Veranlassung hierzu. Selbstverständlich bleibt die Chlorophyllbildung im Dunkeln aus.

Befindet sich ein Steckling mit beiden Enden in feuchter Luft, so entwickelt er an beiden Schnittflächen mehr oder minder reichlichen Kallus. Befindet sich das eine Ende in trockener Luft, die nach dem Gesagten keine Kallusbildung zuläßt, so kann sich nur an dem anderen, unter günstigeren Bedingungen befindlichen Pole Kallusgewebe entwickeln. Befindet sich ein Ende in Wasser oder Sand, das andere in feuchter Luft, so ist wiederum das letztere bevorzugt und entwickelt den Kallus. Es sind mir nur wenige Objekte bekannt, welche gleichzeitig auch an dem unter Wasser befindlichen Ende Kallus ansetzen: ein relativ spärlicher „Wasserkallus" kommt bei den Stecklingen von *Populus* zustande, an dem sich nach meinen Erfahrungen nur das Kambium beteiligt, während Rinde und Mark untätig bleiben. Bei *Sambucus* und *Ligustrum* sah ich unter gleichen Verhältnissen einen Kallus durch Tätigkeit des Rindengewebes unter Wasser entstehen.

Wenn in dem letztgenannten Falle auch an der unter Sand befindlichen Schnittfläche die Kallusbildung ausbleibt, so wird wohl auch hier die gehemmte Atmung und Transpiration schuld sein. Wohl aber tritt unter Sand die Kallusbildung ein, wenn sie dem anderen Ende durch Einwirkung trockener Luft unmöglich gemacht wird [2]). Der jeweils unter

1) Daß die verminderte Sauerstoffzufuhr auf die Entwicklung des Kallus hindernd einwirkt, wird durch SIMONs Versuche (a. a. O. 1908) nicht widerlegt.

2) Vgl. auch TITTMANN, Physiologische Untersuchungen über Kallusbildung an Stecklingen holziger Gewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, **27**, 164).

günstigeren Bedingungen befindliche Teil wird also bei der Kallusbildung bevorzugt. —

Wenn an Stecklingen durch ungünstige Bedingungen die Kallusbildung vorübergehend gehemmt wird, so geht dadurch dem Gewebe die Fähigkeit zur Kallusbildung nicht verloren: an Pappelstecklingen, die gegen 4 Wochen unter Wasser gelegen hatten, sah ich nach ihrer Überführung in die feuchte Kammer Kallusgewebe von dem üblichen Umfang entstehen. Zu gleichen Resultaten kam TITTMANN, der die Schnittflächen eingipste und nach Entfernung des Gipsverbandes ihren Kallus sich entwickeln sah.

Korrelationen bestehen ferner zwischen der Bildung des Kallusgewebes und der Entwicklung von Seitentrieben am Steckling. Es ist mir zwar kein Fall bekannt, in dem die Entstehung eines Kallus infolge reichlicher Seitentriebbildung (günstige Bedingungen im übrigen vorausgesetzt) völlig unterblieben wäre, wohl aber bleibt vielfach seine Entwicklung zugunsten der Seitentriebe zurück. —

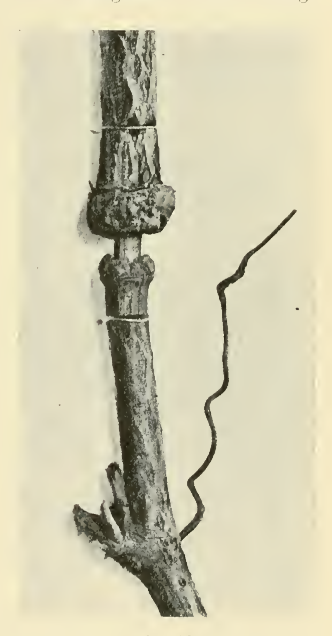


Fig. 39. Kallusbildung nach Ringelung. Zweig von *Ampelopsis quinquefolia* 6 Wochen nach der Operation. Nach KRIEG.

Bei seinen Untersuchungen über die Wirkung verschiedenen Luftfeuchtigkeitsgehaltes auf die Gewebedifferenzierung fand SIMON zwei qualitativ verschiedene Optima. „Das erste, welches für *Populus nigra* bei 90—94% L. F. liegt, stellt gleichzeitig den Höhepunkt der Tracheïdenbildung dar, die wiederum mit abnehmender Luftfeuchtigkeit und steigendem Kalluswachstum rapid zurückgeht, um bei ca. 85% L. F. fast gänzlich zu erlöschen. Bei diesem Feuchtigkeitsgehalt der Luft, dem Optimum des Kalluswachstums, liegt das Minimum der Differenzierungsvorgänge, was sich auch in der schwachen Ausbildung der in den Kallus vordringenden Gefäßstränge dokumentiert. Dann beginnen bei ca. 80% L. F. wieder die direkten Zelldifferenzierungen aufzutreten, jetzt aber in der Form von Sklerenchymzellen, während Tracheïden nur vereinzelt anzutreffen sind. Ihr quantitatives Optimum erreicht diese Sklereïdenbildung nun sehr schnell zwischen 70—80% L. F., geht dann aber mit der jetzt stark zunehmenden Wundholzbildung und gleichzeitiger Abnahme der Massenproduktion des Kallus wieder zurück, während die Stärke der Sklerose der einzelnen Zellen nun ihren Höhepunkt erreicht“[1]).

Über die polaren Unterschiede, di sich nach Ringelungen an den Wundflächen wahrnehmen lassen, sind seit HALES[2]) wiederholt Beob-

1) SIMON, a. a. O. 1908, 455.
2) HALES, Statik der Gewächse 1748.

achtungen gesammelt worden: der stärkere Kalluswulst entsteht stets am basalen Wundrande der Ringelungswunde, d. h. am oberen Teil der letzteren (vgl. Fig. 39). Auch an isolierten Stengelstücken ist der Unterschied zwischen basalen und apikalen Schnittflächen deutlich. N. J. C. MÜLLER[1]) fand bei *Salix*, daß nur am basalen Ende Kallus produziert wird, und KNY sah bei *Ampelopsis*-Stecklingen die basalen Pole hinsichtlich der Kallusbildung deutlich bevorzugt[2]). Bei *Populus*-Stecklingen dagegen konnte TITTMANN keine Unterschiede der apikalen und basalen Enden hinsichtlich der Kallusproduktion beobachten[3]), wenn beiden Polen unter gleichen Bedingungen sich zu betätigen Gelegenheit gegeben worden war, und SIMON[4]) glaubt nach erneuter Untersuchung desselben Objektes, etwaige Größendifferenzen der apikalen und basalen Kallusmassen hinsichtlich des Einflusses der Polarität auf ihre Entwicklung mit Vorsicht beurteilen zu sollen: bei Entwicklung im dampfgesättigten Raume fand er anfangs den basalen Kallus stets überlegen, sah ihn aber später seinen Vorsprung oft an den apikalen abgeben; bei geringerer Luftfeuchtigkeit zeigte sich der apikale Kallus von vornherein üppiger.

Bei meinen eigenen Versuchen sah ich an Stecklingen von Holzpflanzen (*Populus*, *Rosa*) nicht nur dann eine Bevorzugung des basalen Poles gegenüber dem apikalen deutlich werden, wenn die Stecklinge mit einem Ende — aufrecht oder invers — in Wasser standen, und die Kallusbildung an dem benetzten Pole gehemmt wurde, sondern auch[5]) wenn beide Pole unter gleichen äußeren Bedingungen sich befanden.

Ein geeignetes Objekt für ihr Studium bieten wieder die Stecklinge von *Populus* und *Ampelopsis*: auch unter gleichen äußeren Bedingungen sind die Fähigkeiten der beiden Schnittenden zur Kallusbildung nicht völlig gleich: der basale Pol ist zu stärkerer Kallusbildung befähigt, als der apikale. Um völlig gleiche Bedingungen für beide Schnittflächen zu schaffen, verfuhr ich in der Weise, daß ich Stecklinge horizontal auf feuchten Sand legte, und beide Schnittflächen unbedeckt und in der feuchten Luft ihren Kallus entwickeln ließ. Auch dann, wenn ich die Stecklinge unter gleichen Bedingungen für beide Pole und ohne Berührung mit tropfbar flüssigem Wasser zur Kallusbildung brachte — das geschah, indem fingerlange *Ampelopsis*-Stecklinge in Reagensgläser geschoben wurden und in horizontaler Stellung und im dampfgesättigten, dunklen Raum sich überlassen blieben — fand ich, daß die basalen Pole hinsichtlich der Kallusbildung gefördert werden; die Kallusbildung fällt zwar unter den erwähnten Umständen nicht sehr üppig aus, aber doch reichlich genug, um die Bevorzugung des basalen Poles deutlich werden zu lassen.

Ähnlich wie Stecklinge, die aus den Achsen holziger Gewächse gewonnen sind, verhalten sich hinsichtlich der polaren Kallusbildung auch andere Organe.

Blattstiele von *Populus* bilden an dem der Insertionsstelle der Blätter

1) MÜLLER, N. J. C., Kulturresultate an Weidenstecklingen (Ber. d. D. bot. Ges. 1885, **3**, 159).

2) KNY, Umkehrversuche mit *Ampelopsis quinquefolia* und *Hedera helix* (Ber. d. D. bot. Ges. 1889, **7**, 201).

3) TITTMANN, a. a. O. 1895.

4) SIMON, a. a. O. 1908, 404 u. a.

5) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 171. Wegen der Kritik, die SIMON an meinen Versuchen übt (a. a. O. 1908, 394, 395), glaubte ich hierauf besonders hinweisen zu sollen.

zugewandten Pol einen ergiebigeren Kallus als am Spreitenpol. Ähnlich wie geringelte Zweige verhalten sich Blätter, deren Leitungsbahnen durchtrennt werden. Trennt man bei Kukurbitazeen (*Cucumis*, *Luffa* u. a.) die Keimblätter von der jungen Pflanze ab und schneidet sie quer durch, so bilden sich beim Aufenthalt in feuchter Luft reichliche Kallusgewebe an den Wunden der Blattnerven. Der Unterschied zwischen dem basalen und dem apikalen Pol ist an der Querschnittsstelle unverkennbar; die basalwärts gewandte Wundfläche bildet sehr reichlichen, die apikale sehr spärlichen Kallus. Freilich darf nicht übersehen werden, daß an den basalen Schnittflächen von Blattstielstücken und ähnlichem für die Kallusbildung ein breiteres Wundareal zur Kallusbildung in Betracht kommt als an den apikalen.

Noch deutlicher beobachtete ich analoge Äußerungen der Polarität an Wurzeln (*Taraxacum*), von welchen 2—3 cm lange Stücke in der geschilderten Weise behandelt wurden: fast alle Wurzelstücke entwickeln zunächst am basalen Teil Kallusmasse (also an der dem Wurzelhals zugewandten Seite), während das apikale Ende vorläufig kallusfrei bleibt und erst viel später an der Kallusbildung sich beteiligt. Polarität gleicher Art konstatierte Rechinger[1]) auch an Wurzeln anderer Gewächse. Eine auffallende Ausnahme machen nach seinen Untersuchungen die Wurzelstecklinge von *Medicago sativa*: am Wurzelende entsteht ein mächtiger, knollenartiger Kallus, der am Sproßende entwickelte bleibt klein.

2. Thyllen.

Zu den unscheinbarsten Formen, in welchen sich Kallusgewebe zeigen kann, gehören die Thyllen. Als solche bezeichnet man die meist kugeligen Aussackungen[2]), die bei den verschiedensten Gefäßpflanzen im Lumen der Gefäße und Tracheïden anzutreffen sind. Sie entstehen dadurch, daß die den Gefäßen anliegenden Parenchymzellen an den Stellen, an welchen sie die dünnwandigen Teile des Gefäßes berühren, in das Lumen des letzteren hineinwachsen. Daß diese Gebilde den Wundgeweben zugerechnet werden dürfen, ergibt sich daraus, daß Verwundung ihre Bildung anregt. Doch darf nicht verschwiegen werden, daß auch ohne jedes Trauma Thyllen gebildet werden können, die den nach Verwundung entstehenden durchaus gleichen.

Bei ihrer Entstehung sehen wir stets nur einen eng begrenzten Membranteil der beteiligten Parenchymzellen durch Flächenwachstum sich vergrößern: die Lage dieser Membranfelder wird durch das Relief der anliegenden Gefäßwand bestimmt, derart, daß nur die Teile der Parenchymzellenwand auswachsen, die nicht unter den widerstandsfähigen, verdickten Membranteilen des Gefäßes liegen.

Die Kenntnis der Gefäßthyllen reicht auf Malpighi zurück, der in den Gefäßen von *Quercus* „ovale und durchsichtige Säckchen“ eingeschlossen

1) Rechinger, a. a. O. 1894.
2) ϑύλαξ = Sack; der Terminus Thylle stammt von dem ungenannten Verf. des Aufsatzes von 1845 (s. u.!).

fand[1]). — Eine sorgfältige anatomische Untersuchung widmete ihnen der ungenannte Autor in der Botanischen Zeitung[2]), in dessen Mitteilungen auch die Entwickelung der Thyllen aus den Parenchymzellen eine treffende Darstellung findet. BÖHM[3]) suchte die Entstehung der Thyllen zuerst durch Ansammlung von Plasma zwischen den Lamellen der Gefäßwandung, deren innerste Schicht zur Membran der Thyllenzelle auswächst, zu erklären und führte sie später auf Ausscheidung von Protoplasmatröpfchen und nachfolgende Verhärtung der letzteren zurück.

Die Form der Thyllen wird vor allem bestimmt durch die Art der Gefäßwandverdickungen. Liegen ringförmige Aussteifungen vor, so kann die benachbarte Parenchymzelle einen Auswuchs mit breiter Basis in das Lumen des Gefäßes sich entwickeln lassen (vgl. Fig. 40); ähnlich liegen die Verhältnisse bei Spiralgefäßen, sofern die einzelnen Windungen nicht zu flach, die dünnen Membranstellen nicht zu schmal sind (vgl. Fig. 40). Liegen Tüpfelgefäße vor, so stehen den wachsenden Parenchymzellen nur sehr enge Eingänge in das Lumen der Gefäße zur Verfügung; der Körper der ursprünglichen Zelle und das neu entstandene Anhangsgebilde sind dann nur durch einen schmalen Isthmus miteinander verbunden (vgl. Fig. 41 und 42). — Die Form der Thyllen wird weiterhin davon abhängen, ob die Parenchymzellen nur an je einer Stelle (Fig. 41) oder an mehreren zugleich ins Gefäßlumen vorwachsen[4]) (Fig. 40), ob also an ein und derselben Parenchymzelle ein oder mehrere Anhängsel entstehen. Ferner ist der disponible Raum im Gefäßinnern von Bedeutung: meist stoßen viele Thyllen in demselben Ge-



Fig. 40. Thyllen. Ringgefäß von *Canna indica* (Längsschnitt). Die links liegende Holzparenchymzelle bildet zwei Thyllen. Nach MOLISCH.

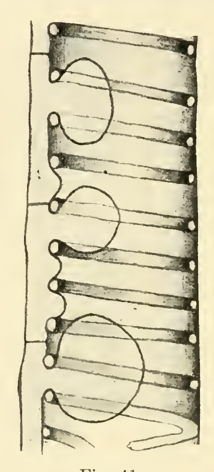


Fig. 41. Thyllen. Schraubengefäß von *Musa Ensete* (Längsschnitt); die links liegenden Holzparenchymzellen sind zu einer oder zu mehreren Thyllen ungleicher Größe ausgewachsen. Nach MOLISCH.

1) MALPIGHI, Anatome Plantarum 1675—1679, Tab. VI, Fig. 21. Vgl. die Übersetzung von MÖBIUS, Klassiker d. exakten Wissensch. Herausgeg. v. OSTWALD 1901, **120**, 7, 32.

2) Untersuchungen über die zellenartigen Ausfüllungen der Gefäße (Bot. Zeitg. 1845, **3**, 225).

3) BÖHM, Über Funktion und Genesis der Zellen in den Gefäßen des Holzes. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1867, **55**, Abt. II, 851); Über die Funktion der vegetabilischen Gefäße (Bot. Zeitg. 1879, **37**, 229).

4) Beobachtungen an *Robinia pseudacacia* bei HABERLANDT, Über d. Beziehungen zwischen Funktion u. Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887, 73.

fäß aufeinander und füllen das Lumen mit einem pseudoparenchymatischen Gewebe, indem sie sich gegenseitig abplatten und polyedrische Formen aufnötigen (Fig. 42 u. 43). Ist die Zahl der Thyllen gering, so füllen sie als kugelige Blasen oder zylindrische Schläuche das Gefäßlumen. Kompli- zierte Formen entstehen, wenn die Thyllen vom ersten Gefäß in ein weiteres hineinwachsen, wie es z. B. Tison[1]) für *Hamamelis virginiana*

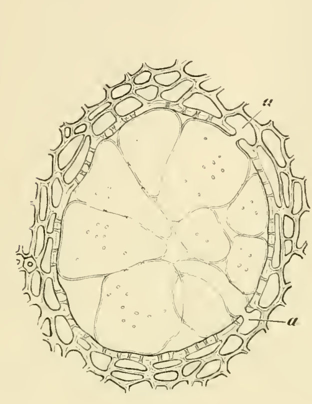


Fig. 42.
Thyllen; Tüpfelgefäß von *Robina pseudacacia* (Querschnitt), zahlreiche Parenchymzellen sind zu Thyllen ausgewachsen. Bei *a—a* ist der Zusammenhang der Thyllen mit ihren Ursprungszellen zu sehen (Bonner Lehrbuch der Botanik).

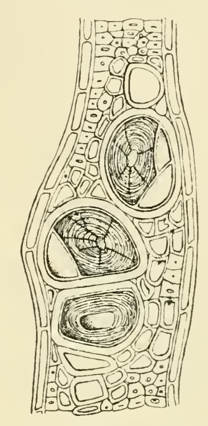


Fig. 43.
Thyllen; Querschnitt durch altes Holz von *Mespilodaphne sassafras*. Das unterste Gefäß enthält nur eine Steinthylle, die oberen außer Steinthyllen relativ dünnwandige Thyllen. Nach Molisch.

angibt; verzweigte einzellige Thyllen mit den Formen „sprossender" Zellen sind bei *Cucurbita pepo* häufig (vergleichbar mit Fig. 38 *c*): Thyllen, die gegen einen Sanioschen Balken (s. u.) gewachsen und von diesem zur Verzweigung genötigt worden waren, beobachtete Raatz (Wurzel von *Pinus silvestris*[2]).

Die Größe der Thyllen ist in hohem Maße von dem Raume abhängig, der ihnen zur Verfügung steht. Aus angeschnittenen Gefäßen wachsen sie zuweilen hervor und erreichen dann beträchtliche Größe. An Schnittflächen von *Platanus*-Stecklingen sah ich sie zu riesigen Schläuchen heranwachsen und die bloßgelegte Fläche des Holzes unvollkommen bedecken (vgl. auch Fig. 36).

Andererseits sehen wir, daß sehr oft die Thyllen ihr Wachstum einstellen — lange bevor sie den disponiblen Raum erfüllen; bei *Cucurbita*

---

1) Tison, A., Rech. s. la chute d. feuilles chez l. Dicotyl. Thèse Caen 1900; vgl. auch Mc Nicol, On cavity parenchyma and tyloses in ferns (Ann. of bot. 1908, **22**, 401; Beobachtung an *Nephrolepis*).

2) Raatz, Über die Thyllenbildungen in den Tracheïden der Koniferenhölzer (Ber. d. D. bot. Ges. 1892, **10**, 183).

pepo sieht man manche Gefäße von mächtigen Thyllen erfüllt, während in anderen Gefäßen des nämlichen Gefäßbündels die Thyllen nur zu relativ kleinen Blasen geworden sind und frühzeitig ihr Wachstum eingestellt haben.

Inhalt und Membran der thyllenliefernden Parenchymzellen bleiben im wesentlichen bei der Thyllenbildung unverändert. Der Kern der Parenchymzelle bleibt ungeteilt. In manchen Fällen (*Monstera*) wandert er schon frühzeitig in die Thylle hinüber; bei anderen Pflanzen erscheinen junge Thyllen gewöhnlich kernlos, da der Kern erst in vorgerückten Stadien ihrer Entwicklung die Mutterzelle verläßt[1]). Die Membranen der Thyllen sind oft sehr dünn; in anderen Fällen beobachtet man mäßige Wandverdickungen und Tüpfel, die an den Berührungsflächen benachbarter Thyllen (Fig. 42) miteinander korrespondieren. Eingehende Mitteilungen über die Tüpfelung der Thyllenmembranen finden sich bei v. ALTEN[2]). Sehr starkwandige Thyllen vom Habitus der Steinzellen („Steinthyllen") fand MÖLLER[3]) im Holz von *Piratinera guianensis*, MOLISCH[4]) bei *Mespilodaphne sassafras* (vgl. Fig. 43). Bei *Piratinera* werden sämtliche Thyllen zu Steinzellen, die Gefäße sind mit ihnen vollständig zugestopft, wodurch „die Homogenität des Holzes noch bedeutend erhöht wird (MOLISCH)". Bei *Mespilodaphne* wechseln Steinthyllen mit relativ dünnwandigen (vgl. Fig. 43). Die thyllenerzeugenden Holzparenchymzellen von *Mespilodaphne* sind übrigens ziemlich zartwandig.

Steinzellenthyllen fanden ferner DÖRRIES bei Bignoniazeen[5]), SCHOUTE bei *Oreodoxa*[6]), PORSCH in den „Haftwurzeln" von *Philodendron selloum*[7]) usw. Die Wände der Steinthyllen pflegen — auch wenn sie nur mäßig stark verdickt sind — zu verholzen.

Sehr schön sieht man bei alten Stengelstücken von *Cucurbita pepo*, daß in den Gefäßen des nämlichen Bündels die Thyllen zu ganz ungleichartigen Gebilden sich entwickeln, seltener sogar die auf gleicher Höhe in demselben Gefäß beieinander liegenden Thyllen in Größe und Membranausbildung ganz verschieden ausfallen können (vgl. auch Fig. 43): auf einem Querschnittsbilde sieht man Gefäße mit großen dünnwandigen Thyllen, solche mit dickwandigen, schwach getüpfelten, Gefäße mit tracheal entwickelten Thyllen und vollständig thyllenfreie neben einander. Welche Faktoren die unterschiedliche Entwicklung bedingen, bedarf der näheren Untersuchung; im allgemeinen sah ich bei *Cucurbita* Thyllen, die schon früh ihr Wachstum einstellen, dickwandig werden oder tracheale Ausbildung annehmen[8]) und ungeteilt bleiben; wachsen sie stark heran, so bleiben sie dünnwandig und teilen sich mehrfach; nur ausnahmsweise finden sich zwi-

---

1) Vgl. HABERLANDT, a. a. O. 1887, 72, 73.

2) v. ALTEN, Kritische Bemerkungen und neue Ansichten über die Thyllen (Bot. Zeitg. 1909, Abt. I, **67**, 1); dort zahlreiche Literaturangaben.

3) MÖLLER, Rohstoffe des Tischler- und Drechslergewerbes 1883. **1**, 143.

4) MOLISCH, Zur Kenntnis der Thyllen, nebst Beobachtung über Wundheilung in den Pflanzen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Kl. 1888, **97**, Abt. I, 273).

5) DÖRRIES, Beiträge zur speziellen Anatomie der Lianen mit besonderer Berücksichtigung der Thyllenfrage. Dissertation, Göttingen 1910.

6) SCHOUTE, Über das Dickenwachstum von Palmen (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1912, sér. II, **11**, 1, 193).

7) PORSCH, Anatomie der Nähr- und Haftwurzeln von *Philodendron selloum* C. KOCH (Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl. 1911, **79**, 389, 441).

8) Vgl. auch JORDAN, On some peculiar tyloses in *Cucumis sativus* (New. Phytol. 1903, **2**, 209).

schen den großen dünnwandigen Thyllen auch gleich große tracheal ausgebildete[1]).

Hinsichtlich ihres Inhaltes stimmen viele Thyllen mit den Holzparenchymzellen darin überein, daß sie reichlich Stärke speichern. MOLISCH fand stärkehaltige Thyllen bei *Aristolochia*, *Asarum*, *Robinia*, *Maclura*, *Vitis*, *Ampelopsis*, *Morus*, *Cuspidaria*, *Laurus*, *Ochroma*, *Sparmannia*, *Ficus* und *Ulmus*, in den Rhizomen der Aristolochiazeen so reichlich, daß die Gefäße streckenweise mit Stärke vollgepfropft erschienen[2]). Geringe Bedeutung kommt den Kristallen als Inhaltskörpern der Thyllen zu: die Thyllen von *Sideroxylon cinereum* führen häufig einen Kristall, seltener die von *Maclura tinctoria*, *Piratinera guianensis*, *Loxopterygium Lorentzii* und *Vitis*[3]). Füllung mit kohlensaurem Kalk fand MOLISCH in den Thyllen von *Ulmus*. — Hinsichtlich des Gehaltes der Thyllen an Wundgummi sei auf die Mitteilungen von WILL verwiesen[4]). —

Mit einer besonderen Ausbildung der Thyllen machen uns viele Farne bekannt.

RUSSOWS „Lückenparenchym", das bei vielen Farnen die ältesten trachealen Elemente füllt[5]), besteht aus Thyllen, die von den benachbarten Parenchymzellen in die Lumina der Tracheen sich entwickeln. Die Membran dieser Thyllen kann netzförmige Verdickungen annehmen und verholzen, so daß schließlich durch sekundäre Füllung der Lumina neue Züge unregelmäßig gestalteter trachealer Elemente zustande kommen.

Pektinwärzchen (s. o. S. 72) sind auf den frei liegenden Membranteilen zartwandiger Thyllen oft zu beobachten. —

Auch dann, wenn die Thyllen zu einer Größe heranwachsen, welche die der thyllenliefernden Parenchymzellen um das Mehrfache übertrifft, bleiben die Thyllen im allgemeinen einzellig. Eine prinzipielle Bedeutung hat gleichwohl die Einzelligkeit für die Thyllen nicht. STRASBURGER fand mehrzellige, zuweilen netzförmig verdickte Thyllen in den Gefäßen verwundeter Wurzeln von *Monstera deliciosa*[6]), RAATZ[7]) in den Tracheïden der Koniferen, WINKLER[8]) u. a. in den weitlumigen Gefäßen der Lianen, DÖRRIES (a. a. O.) beschreibt zweizellige Steinthyllen (*Bignonia*), v. ALTEN[9])

1) Auch ohne zu Thyllen auszuwachsen können die Holzparenchymzellen vom Kürbis zu tracheal verdickten Gebilden sich umdifferenzieren.

2) Vgl. hierzu auch REESS, Für Kritik der BÖHMschen Ansicht über die Entwicklungsgeschichte und Funktion der Thyllen (Bot. Zeitg. 1868, **26**, 1).

3) MOLISCH, a. a. O. 1888, 275 und Vergleichende Anatomie des Holzes der Ebenazeen und ihrer Verwandten (Sitzungsber. Ak. Wiss. Wien. math.-naturwiss. Kl. 1879, **80**, Abt. I, 65); DÖRRIES, a. a. O. 1910.

4) WILL, Über die Sekretbildung im Wund- und Kernholz (Arch. f. Pharmazie 1899, **237**, 369).

5) RUSSOW, Vergleichende Untersuchungen der vegetativen und sporenbildenden Organe der Leitbündelkryptogamen (Mém. Acad. imp. Sc. St. Pétersbourg 1872, **19**); BOODLE, The compar. anat. of Hymenophyllaceae, Schizaeaceae and Gleicheniaceae (Ann. of bot. 1901, **15**, 359); MC NICOL, On cavity parenchyma and tyloses in ferns (ibid. 1908, **22**, 401).

6) STRASBURGER, Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen 1891, 411.

7) RAATZ, Über Thyllenbildung in den Tracheïden der Koniferenhölzer (Ber. d. D. bot. Ges. 1892, **10**, 183).

8) WINKLER, Botanische Untersuchung aus Buitenzorg 3; Über einen neuen Thyllentypus nebst Bemerkungen über die Ursachen der Thyllenbildung (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1905, sér. II, **5**, 19; Thyllen in Form mehrzelliger schlanker „Haare").

9) V. ALTEN, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wurzeln nebst Bemerkungen über Wurzelthyllen, Heterorrhizie und Lentizellen. Dissert., Göttingen 1908.

mehrzellige Thyllen von *Quercus pseudo-moluccana*, *Qu. induta*, *Artocarpus Blumei* und namentlich von *Manihot Glaziovii*, KRIEG von *Vitis* usw.[1]).

TISON[2]) fand, daß die an den Blattnarben von *Aristolochia*, *Juglans* u. a. entstandenen Thyllen an der Korkbildung teilnehmen können, indem sie sich wiederholt teilen. Was für eine Rolle schließlich vielzellige Thyllen als gewebebildender Faktor auf der Wundfläche des Holzes spielen können, illustriert am besten SIMON's Befund an Stecklingen von *Populus nigra*[3]) (vgl. Fig. 36).

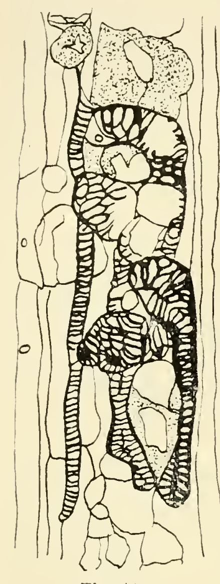


Fig. 44. Lückenparenchym aus dem Blattstiel von *Cibotium princeps*. Nach MC NICOL.

Die Verbreitung der Gefäßthyllen ist bei den Gefäßpflanzen eine fast allgemeine. Sie finden sich in den oberirdischen wie den unterirdischen Teilen (Rhizomen, Wurzeln) der verschiedensten Gewächse — allerdings nicht in allen Familien mit derselben Reichlichkeit. Die Vertreter mancher Gruppen des Pflanzenreiches sind nach MOLISCH geradezu gekennzeichnet durch ihre „Neigung" zu reichlicher Thyllenbildung, so die Szitamineen, Laurineen, Juglandazeen, Salizineen, Urtikazeen, Morazeen, Artokarpazeen, Ulmazeen, Anakardiazeen, Vitazeen, Kukurbitazeen und Aristolochiazeen, ferner die Bignoniazeen und andere Lianenfamilien. Wurzelthyllen fand v. ALTEN namentlich noch bei Euphorbiazeen, Kupuliferen, Myrtazeen, Araliazeen u. a. reichlich vor. Bei anderen Familien kommt nur einzelnen Gattungen die Fähigkeit der Thyllenbildung zu (z. B. *Robinia* unter den Papilionazeen), bei noch anderen ist Thyllenbildung spärlich oder fehlt ganz (Ebenazeen, Azerineen, Mimoseen, Rosifloren). Ein Verzeichnis der thyllenführenden Pflanzen hat MOLISCH a. a. O. gegeben, v. ALTEN und DÖRRIES haben es ergänzt[4]).

* * *

Mit den gefäßfüllenden Thyllen sind schon oft diejenigen ähnlichen Bildungen verglichen worden, welche in sekretführende oder lufthaltige

1) KRIEG, Beiträge zur Kenntnis der Kallus- und Wundholzbildung geringelter Zweige usw. Dissertation, Würzburg 1908.

2) TISON, a. a. O. 1900.

3) SIMON, Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Kallusgewebe von Holzgewächsen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1908, **45**, 351, 376); vgl. auch STOLL, Über die Bildung des Kallus (Botan. Ztg. 1874, **32**, 737).

4) Neben der bereits zitierten Literatur vgl. man noch folgende Arbeiten: UNGER, Über Ausfüllung alternder und verletzter Spiralgefäße durch Zellgewebe (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1867, Abt. I, **56**, 751); DUTAILLY, Sur quelqu. phénom. déterm. par l'apparition tardive d'élém. nouv. d. l. tiges et l. racines d. Dicot. Thèse [Bordeaux], Paris 1879; RUSSOW, Zur Kenntnis des Holzes, insonderheit des Koniferenholzes (Bot. Zentralbl. 1883, **13**, 134); PRAËL, Vergleichende Untersuchungen über Schutz- und Kernholz der Laubbäume (Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, **19**, 1; vgl. Ber. d. D. bot. Ges. 1887, **5**, 417); WILLIAMSON, On some anomalous cells developed within the interior of the vascular and cellular tissues etc. (Ann. of Bot. 1888, **1**, 315); CONWENTZ, Über Thyllen und thyllenähnliche Bildungen, vornehmlich im Holz der Bernsteinbäume (Ber. d. D. bot. Ges. 1889, **7** [39]); TUBEUF, Über normale und pathogene

Interzellularräume kallusartig hineinwuchern. Mit Recht: in beiden Fällen handelt es sich um Zellenmaterial, das von den Wänden der im Pflanzenkörper vorhandenen Hohlräume geliefert wird, und welches diese mehr oder minder vollkommen füllt; unter Umständen, die wir genau zu präzisieren vorläufig nicht in der Lage sind, treten an den die Gefäßlumina, Öllücken, Harzgänge usw. auskleidenden Zellen dieselben Veränderungen ein, die wir im übrigen nur an den erst durch Verwundungen geschaffenen freien Flächen sich abspielen sehen.

„Thyllen" in Sekretlücken und Harzgängen und ähnlichem sind eine weitverbreitete Erscheinung. Für Gymnospermen (*Zamia*, *Ginkgo*, *Araucaria*, *Pinus*, *Larix* u. a.) und Angiospermen verschiedenster Art (*Anthurium* (Schleimgänge), *Rhus*, *Hypericum*, *Citrus*, *Heracleum* usw.) sind bereits Fälle dieser Art beschrieben worden[1]).

Die histologischen Qualitäten dieser Thyllen sind dieselben wie die der gefäßfüllenden: entweder sie bleiben einzellig oder erfahren mehrfach Teilungen; ihr Durchmesser entspricht entweder dem des disponiblen Hohlraumes oder ist wesentlich kleiner, so daß die Sperrung des letzteren erst durch die Entwicklung zahlreicher Thyllen erreicht wird.

Ähnlich wie bei den Gefäßthyllen entstehen auch die Thyllen der Sekretlücken einerseits nach Verwundung, wie z. B. beim herbstlichen Laubfall oder nach gewaltsamen Eingriffen in die Integrität der Organe (Tison), andererseits als „Alterserscheinung" auch ohne vorherige Verletzung, ohne daß sich sagen ließe, durch welche Faktoren ihre Bildung angeregt würde. —

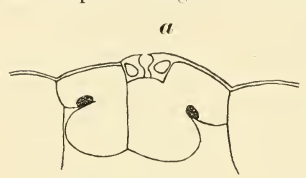
Schließlich ist noch der Thyllen zu gedenken, die in Atemhöhlen oder andere lufterfüllte Interzellularräume hineinwuchern und diese ganz oder teilweise erfüllen. Entweder die Epidermiszellen, die den Schließzellen benachbart liegen, wachsen nach innen zu großen Beuteln aus,

---

Kernbildung der Holzpflanzen usw. (Zeitschr. ges. Forst- und Jagdw. 1889, **21**, 385); Mäule, Der Faserverlauf im Wundholz (Bibl. bot. 1895, **33**, 5, 6); Wieler, Über den Anteil des sekundären Holzes der dikotylen Gewächse an der Saftleitung usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, **19**, 82); Über das Vorkommen von Verstopfungen in den Gefäßen monokotyler und dikotyler Pflanzen (Meded. Proefstation Midden-Java 1892); Martin-Lavigne, S. une curieuse formation de th. dans le bois d'une Artocarpée (Journ. de bot. 1908, **21**, 281); Tschirch, Über den sogenannten Harzfluß (Flora 1904, **93**, 179; *Shorea*); Molz, Über ein plötzliches Absterben zweier Stöcke von *riparia* × *rupestris* usw. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1909, **19**, 68); Losch, Beiträge zur vergleichenden Anatomie von Urtizineenwurzeln mit Rücksicht auf die Systematik. Diss., Göttingen 1913, Gerry, Tyloses, theyr occurrence and practical signif. in some american woods (Journ. agr. res. 1914, **1**, 445; vgl. Bot. Zentralbl. 1914, **126**, 353) u. v. a.

1) Unger, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Pest 1855, 213; Hegelmaier und Pfeffer im Tagebl. d. Naturforsch.-Vers. Leipzig 1872, 144, 145; Mayr, Über die Verteilung der Harzes in unseren wichtigsten Nadelholzbäumen (Flora 1883, **66**, 221). Entstehung und Verteilung der Sekretionsorgane der Fichte und Lärche (Bot. Zentralbl. 1884, **20**, 278); Trécul, S. l cellules qui existent à l'intér. d. canaux du suc propre du *Brucea ferruginea* (C. R. Acad. Sc. Paris 1887, **104**, 1224); Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie 1889, **1**, Fig. 565; Conwentz a. a. O.; Möbius, Japanischer Lackbaum *Rhus vernicifera* (Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. 1899, **20**, 201); Costerus, Les petits points foncés d. feuilles des *Connarus* (Ann. J. Bot. Buitenzorg. 1899, Suppl. II, 109); Tison, Rech. sur la chute des feuilles chez les dicotylédones (Mém. soc. Linn. de Normandie 1900, **20**, 121); Remarques sur la cicatrisation des tissus sécréteurs dans les blessures des plantes (Bull. soc. Linn. de Normandie 1904, 5 sér. **8**, 176); Fankhauser, Entwicklung des Stengels und Blattes von *Ginkgo*, Dissertation, Bern 1882 (haarartige Auswüchse in den Sekretlücken).

wie es HABERLANDT[1]) für *Tradescantia viridis* angibt (vgl. Fig. 45 *a*), — oder die benachbarten Mesophyllzellen strecken sich und füllen den Hohlraum aus (Fig. 45 *b*). Der zweite Modus ist der häufigere. SCHWENDENER beobachtete dergleichen an *Prunus laurocerasus* und *Camellia japonica*, MOLISCH an *Tradescantia guianensis*, *zebrina* und *pilosa* und an *Begonia gunnerifolia*[2]), HABERLANDT an *Pilea elegans* (Fig. 45 *b*), MÖBIUS an *Ficus neriifolia*, BUKVIC an vielen Kakteen, WARNCKE an Vertretern der verschiedensten Familien. Die Erscheinung ist offenbar sehr weit verbreitet usw.[3]). Auch die unter den Wasserspalten liegenden Interzellu-



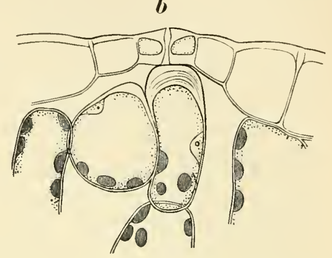


Fig. 45.
Füllung der Atemhöhlen durch thyllenartige Gebilde. *a* Verstopfte Spaltöffnungen des Laubblattes von *Tradescantia viridis*; die Nebenzellen haben unterseits blasenförmige Auswüchse gebildet. *b* desgleichen von der Blattoberseite von *Pilea elegans*; die Mesophyllzellen sind in die Atemhöhle hineingewachsen. Nach HABERLANDT.

laren zeigen zuweilen ganz ähnliche Ausfüllungen (*Tropaeolum Lobbianum*, *Cephalotus follicularis*[4]). Zuweilen erfahren die Wände der Thyllen an der den Schließzellen zugewandten Seite starke Verdickung (*Ficus*, *Pilea*, Fig. 45 *b*, *Cereus Bonplandii* u. a.).

Daß die Thyllen in Atemhöhlen auch nach Verwundung entstehen, ist bis jetzt nicht beobachtet worden, wird aber bei künftigen Untersuchungen sich wohl noch nachweisen lassen. Vorzugsweise entstehen sie an alternden Organen, nach HABERLANDT ferner an solchen, welche unter Wassermangel zu leiden haben. Eine eingehende experimentelle Untersuchung der Frage, ob wirklich in jenen Fällen allzu starker Wasserverlust durch Transpiration die Zellen zu pathologischem Wachstum anregt, wäre insofern von besonderem Interesse, als bis jetzt nur Fälle bekannt sind, in welchen infolge allzu geringer Transpiration abnorm große Zellen gebildet werden.

---

1) HABERLANDT, a. a. O. 1887, 74, 75.

2) SCHWENDENER, Bau und Mechanik der Spaltöffnungen (1881), Ges. Abhandlungen 1898, **1**, 62; HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie 1909, 2. Aufl., 423; MOLISCH, a. a. O.; MÖBIUS, Beitrag zur Anatomie der *Ficus*-Blätter (Ber. Senckenberg, Naturf. Ges. 1887, 117).

3) Beobachtungen an *Begonia vitifolia* von VOUK, Über eigenartige Pneumathoden an dem Stamm von *Beg. vitif.* (Ber. d. D. bot. Ges. 1912, **30**, 257); BUKVIĆ, Die thylloiden Verstopfungen der Spaltöffnungen usw. (Österr. bot. Zeitschr. 1912, **62**, Nr. 11); WARNCKE, Neue Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1911, **50**, 21; Beobachtungen an *Petasites*, *Circaea*, *Lysimachia*, *Thapsia*, *Eryngium*, *Polygonatum*); HOLDEN, On the occlusion of the stomata in *Tradescantia pulchella* (Ann. of. bot. 1913, **27**, 369).

4) DE BARY, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane 1877, 55; GÖBEL, Pflanzenbiologische Schilderungen 1891, **2**, 114.

Molisch[1]) fand, daß *Tradescantia guianensis* sowohl bei Kultur im feuchten Raum als auch nach Aufenthalt im trockenen Porenverstopfungen bildet.

Ob die hier aufgezählten thylloiden Verstopfungen irgendwelcher natürlicher Hohlräume der Pflanzenkörper den Kallusgeweben näher stehen als den hyperhydrischen Geweben, wird schwer zu entscheiden sein, da ja strenge histologische Merkmale zur Unterscheidung dieser und jener nicht zu Gebote stehen.

Schließlich erwähne ich noch die thylloiden Füllungen, welche Strasburger[2]) in den Karinalhöhlen geköpfter *Equisetum*-Sprosse fand, und die pseudoparenchymatischen Füllungen, welche in den Gefäßbündeln des Rhizoms von *Acorus calamus* den die ältesten Gefäße begleitenden Interzellularraum erfüllen.

Alle Thyllen und „thylloiden" Gebilde, welche Interzellularräume irgendwelcher Art füllen, sind im allgemeinen zartwandig. Es kann nicht überraschen, daß auch bei ihnen zuweilen steinzellartige Formen auftreten wie bei den gefäßfüllenden Elementen. Dünnwandige Interzellularenfüllung fand Schoute bei *Oreodoxa*, dickwandige bei *Livistona*[3]).

3. Wundholz und Wundrinde.

Wundholz ist jedes unter dem Einfluß des Wundreizes abnorm gebildete Holz — gleichviel ob es sich um voluminöse Wucherungen oder um mikroskopisch kleine Gruppen trachealer Elemente handelt.

Zum Wundholz rechnen wir demnach die im Kallus über der Schnittfläche der Stecklinge liegenden Tracheïdengruppen ebenso wie die in ansehnlichem Abstande unter der Wundfläche vom Kambium gelieferten abnorm gebauten Holzschichten im Lohdenkeil. Der Bildung des Wundholzes geht entweder die eines typischen Kallus- bzw. eines kallusähnlichen Gewebes voraus — oder es entsteht ohne Vermittlung eines solchen.

Auf demselben oder ähnlichem Wege entstehen nach der Verwundung auch abnorme Phloëmelemente, die Wundrinde. Viele Anomalien, die das Wundholz kennzeichnen, wiederholen sich bei der Wundrinde. Die ungleich auffälligeren Elemente sind zweifellos die des Wundholzes, über deren Entstehung und histologische Qualitäten wir sehr viel besser informiert sind als über die Wundrinde und ihre Teile. Weitaus die meisten Mitteilungen, die über die abnorme Zellenproduktion des von Wundreizen betroffenen Kambiums Auskunft geben, berichten über das Wundholz, während über die Wundrinde bisher nur spärliche Angaben vorliegen. Wir werden im folgenden das Wundholz in den Vordergrund unserer Betrachtungen stellen und die Strukturen der Wundrinde hier und da zum Vergleich heranziehen. —

Es mag gestattet sein, mit der Besprechung typischer Wundholzbildungen im vorliegenden Abschnitt auch die Behandlung wundholzähnlicher Gewebe zu verbinden, die offenbar anderen als traumatischen Reizen ihre Entstehung verdanken, oder deren ätiologische Abhängigkeit von Wundreizen noch nicht sicher erwiesen ist.

1) Molisch 1888, a. a. O. 295.

2) Strasburger, Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen 1891. 437. Bei Strasburger Mitteilungen über die Schnelligkeit der Thyllenbildung (12 Stunden nach der Verwundung).

3) Schoute, Über das Dickenwachstum der Palmen (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1912, ser. II, **11**, 1, 193).

Entwicklungsgeschichte des Wundholzes.

Von den mannigfaltig gestalteten Tracheïden, die der über die Schnittfläche der Stecklinge wuchernde Kallus entwickelt, war schon oben die Rede. Es entstehen in diesem Tracheïdengruppen, die wie isolierte Kerne im dünnwandigen Parenchym der Kallusmasse liegen und sich durch sekundären Zuwachs vergrößern können, nachdem die ihnen anliegenden dünnwandigen Zellen ein hohlkugelähnliches Meristem entwickelt haben.

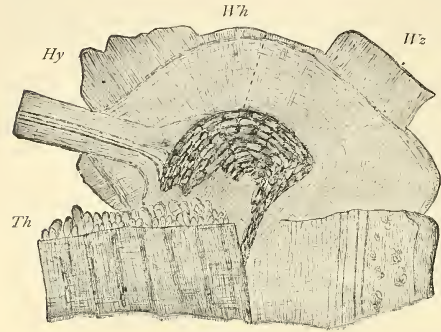


Fig. 46.
Differenzierung im basalen Kallus. Längsschnitt durch den Kallus eines Pappelstecklings nach 28 tägiger Entwicklung (100 % L. F.). *Wh* Wundholz; *Wz* Wurzel; *Hy* hyperhydrische Gewebe; *Th* Thyllenwucherung. Vergr. 15 : 1. Nach SIMON.

Ein weiteres Meristem, welches abnormes Holz — Wundholz — zu liefern vermag, entsteht im Kallus im Anschluß an das normale Kambium bald nach Beginn der Kallusbildung, schiebt sich, wie SIMON [1]) beschrieben hat, langsam im Kallus vorwärts und wölbt sich über die Schnittfläche des Holzes. Sein Verhalten ist an den beiden Polen der Stecklinge nicht das gleiche: Im Basalkallus der Pappelstecklinge liefert das Meristem auf der der Schnittfläche zugewandten Seite Wundholz, nach außen Rindengewebe (Fig. 47); am apikalen Pol liefert das an den Kambiummantel der Stecklings-

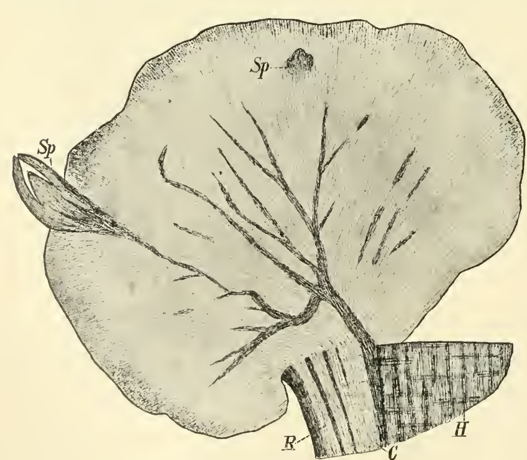


Fig. 47.
Differenzierung im apikalen Kallus. Längsschnitt durch den Kallus eines Pappelstecklings nach 21 tägiger Entwicklung (90 % L. F.). *H* Holz; *R* Rinde; *C* Kambium des Stecklings; *Sp* Sproßanlagen. Vergr. 10 : 1. Nach SIMON.

1) SIMON 1908, a. a. O., 367; vgl. auch REUBER 1912, a. a. O.

achse anschließende Meristem einen verzweigten Leitbündelstrang, der mit den direkt entstandenen Tracheïden und Tracheïdengruppen und den neuen Sproßanlagen in Verbindung tritt (Fig. 47).

Schließlich können im Kallus auch unabhängig von den Tracheïdeninseln und ohne Zusammenhang mit dem Kambiumzylinder des Stecklings

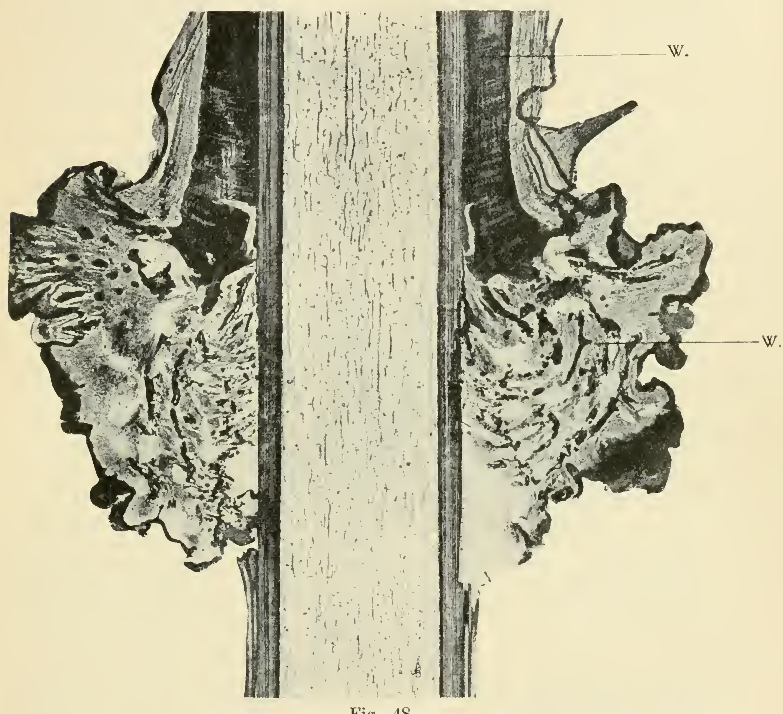


Fig. 48.

Kallus- und Wundholzbildung an einer Ringelung von *Rosa Beggeriana*. *W* Wundholz. Vergr. 5 : 1. Nach KRIEG.

Meristeme und durch sie mannigfaltig geformte Wundholzgruppen entstehen, so daß die Verteilung der Xylemmassen im Kallus außerordentlich komplizierte Bilder entstehen lassen kann. Fig. 48 soll von diesen Komplikationen in der Gewebeverteilung eine Vorstellung geben.

Im Prinzip ganz ähnliche Veränderungen und Differenzierungen erfahren die den Lohdenkeil aufbauenden Kalluszellen, die freilich entsprechend der strengeren Ordnung, in der sie liegen (vgl. oben Fig. 33), auch regelmäßigere Wundholzmassen zu liefern imstande sind, als die über die Wundfläche vordringenden Kallusmassen.

Die Veränderungen, welche die vom Kambium unter dem Einfluß des Wundreizes gebildeten Zellen erfahren, gleichen keineswegs in allen Stücken den unter normalen Bedingungen entstandenen Abkömmlingen des Kambiums. Besonders leicht läßt sich ihr Entwicklungsschicksal auf der Xylemseite des „Lohdenkeils“ verfolgen, auf der wir mehr oder minder zahlreiche Elemente durch charakteristische Verdickung der Wände trachealen Charakter annehmen sehen. Diese Umwandlung erfolgt aber, wenn der auf die Gewebe wirkende Reiz hinreichend intensiv war, keineswegs derart, daß ähnlich umfangreiche und kontinuierliche Massen wohlcharakterisierter Xylemzellen entstehen, wie bei der normalen Holzproduktion, sondern so wie es in Fig. 49 und 50 zur Anschauung gebracht wird: Fig. 49 zeigt einige Zellreihen aus dem Lohdenkeil der Pyramidenpappel; der Differenzierungsprozeß, der zur Bildung trachealer Elemente führt, hat aber nur einige in Gruppen beieinander liegende Zellen betroffen; sowohl in longitudinaler als auch in radialer Richtung sind die trachealen Elemente unter sich und auch von den dickwandigen Elementen des normalen Xylems durch dünnwandige Zellen getrennt.

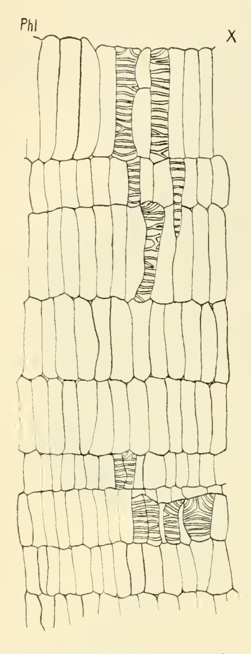


Fig. 49.
Bildung trachealer Elemente im Wundholz. Längsschnitt durch den Lohdenkeil eines Pyramidenpappelstecklings. *Phl* Phloëmseite; *X* Xylemseite.

Daß die Bildung der verholzten, dickwandigen Elemente auf gewisse Herde sich beschränkt oder in ihrer Nähe gefördert wird, zeigt noch deutlicher der Querschnitt durch einen etwa 1½ Monate alten Lohdenkeil von *Ulmus montana*[1]). Die Grenze, welche das normale Xylem von dem abnorm gebildeten, dem Wundholz unterscheiden, ist leicht zu erkennen (*Gr*): behandelt man die Schnitte mit Phlorogluzin und Salzsäure, so hört an dieser Grenze vielfach die Rotfärbung unvermittelt auf; die unter dem Einfluß des Wundreizes gebildeten Zellen haben dünne und unverholzte Wände. Unmittelbar neben dem zartwandigen Gewebe kann aber auch, wie die Figur zeigt, sklerotisches auftreten. Fast ausnahmslos verlor an meinen Objekten das Markstrahlgewebe seine sklerotischen Eigenschaften unmittelbar an der Grenzlinie *Gr*; doch fehlte es nicht an Fällen, in welchen auch die an sklerotisches Xylemgewebe angrenzenden, äußeren Schichten der Markstrahlen auch ihrerseits sklerotisch oder zwei benachbarte sklerotische Holzmassen durch eine den Markstrahl überschneidende sklerotische Gewebebrücke in Verbindung gebracht werden. Bei *a* in Fig. 50 sehen wir ferner, daß auch in weichem Wundxylem sich sklerotische Inseln bilden — bei *b*, daß

1) In beiden Fällen (Fig. 49 und 50) wurden die Zeichnungen nach Material angefertigt, das durch Stecklingkultur im Warmhaus während der Wintermonate gewonnen worden war.

dünnwandige Xyleminseln allseits von sklerotischem Gewebe umschlossen werden können. — Je weiter wir uns von der Grenzlinie *Gr* entfernen, um so schmaler werden nicht selten die Gewebegruppen mit sklerotisch entwickelten Elementen — hierüber gibt Fig. 50 freilich keinen Aufschluß mehr.

Während an den Stellen des Lohdenkeils, welchen Fig. 49 entnommen ist, der Wundholzbildung ein kallusartiges Stadium vorausgeht, oder die Wundholzmassen mehr oder minder vollkommen von kallusartig

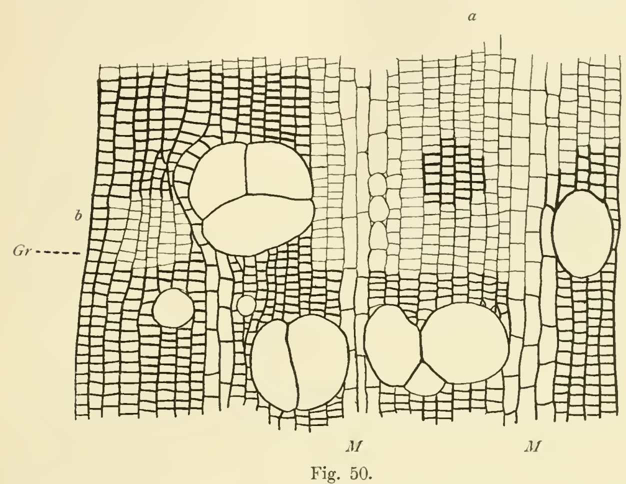


Fig. 50.

Bildung sklerotischer Elemente im Wundholz. Querschnitt durch den Lohdenkeil von *Ulmus montana*. *Gr* Grenzlinie zwischen normalem und Wundholz; *M—M* Markstrahlen; unter *a* eine Insel sklerotischen Gewebes; neben *b* Insel zartwandigen Gewebes. Die Zellenumrisse der dickwandigen, verholzten Zellen sind mit starken Linien, die der zartwandigen mit schwachen Linien eingetragen.

undifferenziertem Gewebe umgeben sind, schließt sich in größerem Abstand das Wundholz unmittelbar an das normale Holz an, ohne daß breite Streifen undifferenzierten Gewebes sichtbar blieben.

Histologische Zusammensetzung des Wundholzes.

Die Querteilungen, die die Kambiumzellen an den Schnittflächen der Stecklinge und oft selbst noch in erheblichem Abstande von diesen erfahren, lassen in der Nähe der Wunde, wie DE VRIES[1]) auseinandersetzt, eine kurzzellige Zone des Wundholzes entstehen. In größerem Abstande von der Wunde, in welchem keine Septierungen mehr erfolgen, entsteht eine langzellige Zone, die mit jener durch allerhand Übergangsformen verbunden ist. Namentlich bei Querwunden reicht der Einfluß des Trauma auf die

1) DE VRIES, Über Wundholz (Flora 1876, **59**, 2).

Qualität des neu gebildeten Holzes sehr weit —, bei *Caragana arborescens* nach de Vries bis 7 cm weit. —

Der Bildung des unmittelbar nach der Verwundung gebildeten Holzes, das mit de Vries als primäres Wundholz zu bezeichnen ist, folgt sowohl in der kurzzelligen als auch in der langzelligen Zone die Ausbildung des sekundären Wundholzes: die neu entstehenden Zellen nehmen allmählich wieder ihre normale Form an, das Gewebe gewinnt seine normale Zusammensetzung wieder. Beachtenswert ist dieser Übergang besonders in der kurzzelligen Zone, in welcher die kurzgliedrige Kambiumzone allmählich durch die normal langzellige ersetzt werden muß: einige der kurzen Kambiumzellen wachsen in die Länge und verdrängen dabei die anderen (nach de Vries).

Die Unterschiede zwischen den Zellen des normalen Holzes und den des Wundholzes sind quantitativer und qualitativer Natur. Quantitative Unterschiede kommen in der geringeren Lumenweite der Gefäße, der geringeren Länge der Gefäßglieder und Fasern (vgl. die Tabelle[1]), ferner in der abweichenden Mischung der abnormen Xylemelemente zum Ausdruck, indem — sowohl in der kurz- wie in der langgliedrigen Zone — Parenchymzellen vorherrschen, die Fasern spärlich bleiben oder ganz fehlen.

	Weite der Gefäße		Länge der Gefäßglieder		Länge der Fasern	
	Normalholz	Wundholz	Normalholz	Wundholz	Normalholz	Wundholz
	μ	μ	μ	μ	μ	μ
Salix	18— 42	15—48	210—420	24—255	420—510	190—440
Cornus	30— 48	12—42	246—360	72—360	300—480	180—480
Populus	30— 60	12—42	240—360	12—330	360—540	210—480
Syringa	18— 66	12—39	240—480	12—445	420—570	420—540
Rosa	18— 72	12—90	270—330	30—240	360—510	330—510
Aesculus	12— 42	8—30	260—540	8—540	480—570	180—530
Ampelopsis	18—144	12—90	192—395	18—330	360—570	240—570
Vitis	24—210	12—78	300—660	10—390	540—660	240—570

Qualitative Unterschiede zwischen dem normalen und dem Wundholz spielen eine geringere Rolle und sind nur für eine beschränkte Zahl von Gewächsen bekannt. de Vries fand im Wundholz von *Caragana arborescens* echte Holzparenchymzellen, die dem Normalholz fehlen; die Parenchymzellen des Wundholzes sind insofern echte zu nennen, als sie sich nicht von parzellierten Kambiumzellen herleiten, sondern durch Teilung der von letzteren gelieferten prosenchymatischen Tochterzellen zustande kommen. Wie wir schon früher gehört haben, werden durch den Wundreiz auch diese zu abnormer Teilung angeregt. Ja selbst Tracheïden, die schon ihre Hoptüpfel, aber auch noch ihren lebendigen Inhalt haben, können sich querteilen (*Abies pectinata*, *Thuja occidentalis*[2]), so daß hofgetüpfelte Wundholzparenchymzellen zustande kommen.

1) Nach Krieg, Beiträge zur Kenntnis der Kallus- und Wundholzbildung geringelter Zweige und deren histologische Veränderungen. Würzburg 1908. Zahlreiche Beiträge zur Kenntnis des Wundholzes und seiner histologischen Zusammensetzung bei Herse, Beiträge zur Kenntnis der histologischen Erscheinungen bei der Veredlung der Obstbäume (Landwirtsch. Jahrb. 1908, **37**, Ergänzungsbd. **4**, 71).

2) Raatz, Über die Thyllenbildungen in den Tracheïden der Koniferenhölzer (Ber. d. D. bot. Ges. 1892, **10**, 183).

Eine sehr merkwürdige Erscheinung ist das Auftreten von Harzgängen im Wundholz, die durch Zellenlösung und Gewebeverfall zustande kommen und selbst im Wundholz von Bäumen auftreten, deren Normalholz keine Harzgänge besitzt. Wir werden in einem späteren Abschnitt noch auf diese Erscheinung zurückkommen.

Bei der Rückkehr zur normalen Holzproduktion sehen wir in der Nähe der Wundfläche allmählich diejenigen Elemente entstehen, die in größerem Abstande von jener schon unmittelbar nach der Verwundung entstanden waren, so daß, „was die Kombination und Ausbildung der Elemente betrifft, die gleichen Stadien zeitlich aufeinander folgen, wie beim primären Wundholz räumlich in verschiedenem Abstand von der Wunde"[1]).

Daß die Breite der Xylemmassen, welche von dem Kambium innerhalb einer Vegetationsperiode in der Nähe der Wunde erzeugt werden, erheblich größer sein kann als die der normalen Zuwachszonen, wird namentlich an den Überwallungen umfangreicher Wunden und den „Krebsen" (s. u. Fig. 62) erkannt.



Fig. 51.
Abnormer Faserverlauf im Wundholz; tangentialer Längsschnitt aus dem Wundholz von *Abies cephalonica*. Oben Übergang zum normalen Faserverlauf, unten Verlauf der Fasern dem Wundrand entlang, in der Mitte die Knäuelzone. Nach Mäule.

Faserverlauf in Wundholz und Wundrinde.

In je weiterem Abstand von der Wunde das Wundholz entwickelt wird, desto regelmäßiger ist sein Faserverlauf. In der Nähe der Wunde aber können allerhand Abweichungen vom normalen Verlauf sich bemerkbar machen, die sich zum Teil bereits aus den oben geschilderten Vorgängen der um zahlreiche Xylemkerne sich häufenden und von mehreren unregelmäßig gestalteten Meristemen abhängigen Wundholzbildung in dem die Wundfläche überragenden Kallus (s. o. S. Fig. 48) erklären — zum Teil aber auch von diesen entwicklungsgeschichtlichen Faktoren unabhängig sind; denn auch da, wo die Wundholzbildung von einem zusammenhängenden Kambiumzylinder ausgeht, können starke Veränderungen im Faserverlauf eintreten, ja die Fasern können im Wund-

1) Herse, a. a. O. 1908, 101.

holz um 90° gegen die normal orientierten verschoben erscheinen, indem sie bei Querwunden parallel zu deren Rande verlaufen, wie aus Fig. 51 ersichtlich.

Dergleichen Anomalien im Faserverlauf sind bereits HARTIG, DE VRIES, VÖCHTING und SORAUER aufgefallen, von MÄULE eingehend beschrieben und namentlich neuerdings von NEEFF entwicklungsgeschichtlich untersucht worden[1]).

NEEFF geht aus von den Veränderungen, die der Faserverlauf nach Dekapitation der Zweige erfährt: an der Verzweigungsstelle, welche unmittelbar unter der Wundstelle liegt, erfahren die Fasern, welche nach der Operation gebildet werden, eine „Umlagerung" in dem Sinne, daß sie nicht mehr parallel zur Richtung der Hauptachse verlaufen, sondern der Ansatzstelle des Seitentriebes sich zuwenden (vgl. Fig. 52); bis um ca. 180° können die neuen Fasern gegen die alten verschoben erscheinen. Jeder Verlagerung geht, wie NEEFF gezeigt hat, die oben geschilderte Parzellierung der Kambiumzellen in mehrere parenchymatische Teilstücke voraus; wenn diese allmählich wieder zur Herstellung der normalen prosenchymatisch gestreckten Initialen schreiten, und die parenchymatischen Kambiumteilzellen sich in die Länge strecken, wachsen sie gleitend zwischen den Zellen benachbarter Reihen vorwärts und neigen sich dabei mehr oder minder steil gegen die normal orientierten Faserzüge (Fig. 53). Der Seitenzweig wirkt richtend auf das Wachstum der einzelnen Zellen, indem er die Sproßpole der Kambiumzellen veranlaßt, zu ihm hinzustreben; die Wurzelpole der Zellen suchen ihren Anschluß basalwärts. Selbst zwischen die Zellen des Markstrahlen-

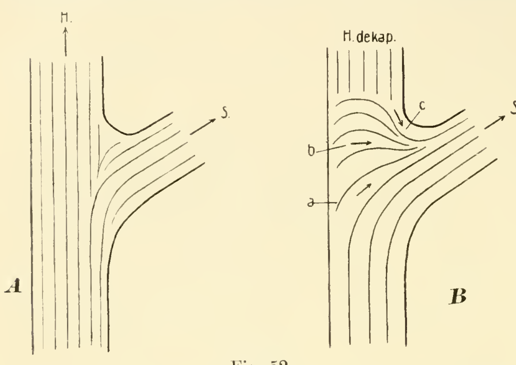


Fig. 52.

Einfluß des Seitenastes auf den Faserverlauf (*Tilia americana*, schematisiert). *A* Faserverlauf vor der Operation. *B* Dasselbe nach der Operation. *H* Hauptast, *S* Seitenast; bei *a* Verschiebung der Fasern um 45°, bei *b* um 90°, bei *c* um 180°. Nach NEEFF.

1) HARTIG, Über die Bewegung des Saftes in den Holzpflanzen (Bot. Zeitg. 1858, **16**, 329, 340); DE VRIES, a. a. O. 1876, 101 ff. u. a.; VÖCHTING, Über Transplantation am Pflanzenkörper, Tübingen 1892; SORAUER, Handb. d. Pflanzenkrankh. 1909, 3. Aufl., **1**, 764; MÄULE, Der Faserverlauf im Wundholz (Bibl. bot. 1895, **33**); NEEFF, Über Zellumlagerung. Ein Beitrag zur experimentellen Anatomie (Zeitschr. f. Bot. 1914, **6**, 465); JANSE, Les sections annulaires et le suc descendant (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1914, sér. II, **13**, 1). — Während des Druckes erschien: TEODORESCO et POPESCO, S. le tissu libérien et son rôle dans la circulation des substances organiques chez les vég. supér. (Ann. scientif. Univ. de Jassy, 1915, **9**, 215).

meristems können die sich streckenden Kambiumteilzellen sich einschieben, so daß eine Teilung der Markstrahlen erfolgt[1]).

Ist der Abstand zwischen Dekapitationsstelle und Astansatz hinreichend groß, so stehen die an diesem gelegenen Kambiumzellen offenbar nicht mehr unter dem unmittelbaren Einfluß des Traumas; bei *Tilia americana* sah NEEFF noch 6 cm unterhalb der Wunde die Kambiumzellen sich querteilen, in noch weiterem Abstand hörten die Teilungen auf und begannen erst wieder bei der nächsten Seitenastansatzstelle.

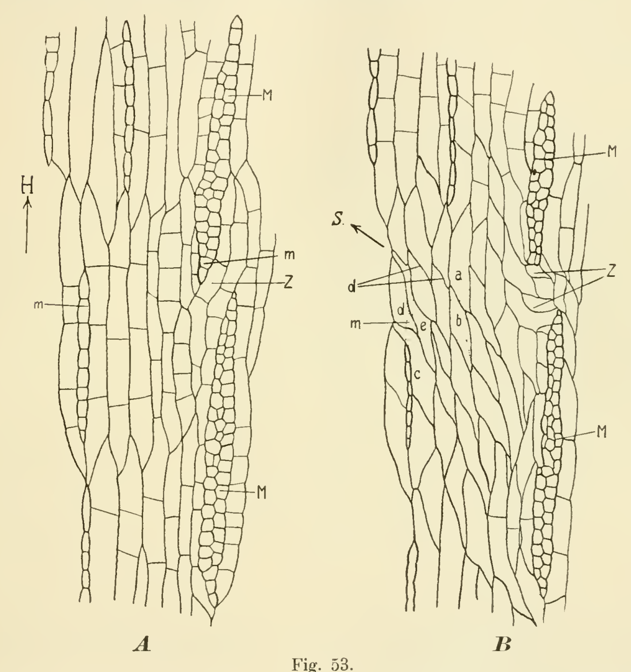


Fig. 53.

Umlagerung der Kambiumzellen nach Dekapitation unter dem Einfluß eines Seitenastes (*Tilia americana*). *A* Tangentialschnitt durch die jüngsten vor der Operation gebildeten Jungholzzellen am Astansatz. *B* Tangentialschnitt durch das Kambium am Astansatz nach der Operation. *H* Richtung des Hauptastes, *S* die des Seitenastes, bei *M* Markstrahlen; bei *a—e* Schiefstellung der Seitenwände der parzellierten Kambiumzellen, bei *m* und *z* radiale Verdrängung der Markstrahlzellen. Nach NEEFF.

Dieselben Umlagerungen wie am Ansatz der Seitenäste erfolgen auch bei querverlaufenden Einschnitten, an den Rändern von Spiralwunden u. ähnl., an welchen die Fasern sich schließlich parallel zu den Wundrändern

1) Über analoge Befunde bei normal-anatomischen Untersuchungen vgl. KLINKEN, Über das gleitende Wachstum der Initialen im Kambium der Koniferen und den Markstrahlverlauf in ihrer sekundären Rinde (Bibl. bot. 1914, **84**).

einstellen (vgl. Fig. 51). Die Richtung der Fasern wird hier stets eine derartige, daß die zustande kommenden Zellenzüge die Wunde umgehen. Oberhalb und unterhalb von Längswunden scheiteln sich die Fasern, indem sie nach rechts oder links ausweichen (Mäule, Neeff).

Auf das Wachstum der Jungholzzellen bzw. ihrer Querteilungsprodukte wirkt der Seitenast keineswegs richtend; wohl aber können auch sie Elemente liefern, deren Verlauf zum Seitenaste hinweist, indem die quer verlaufenden Zellenzüge im Jungholz durch Resorption ihrer Längswände zu kurzgliederigen abnormen Gefäßen werden, welche die Wasserleitung unmittelbar zum Seitenast hin bewirken können (Fig. 54). Selbst die Markstrahlzellen scheinen an der Entstehung derartiger querverlaufender Gefäße teilnehmen zu können.

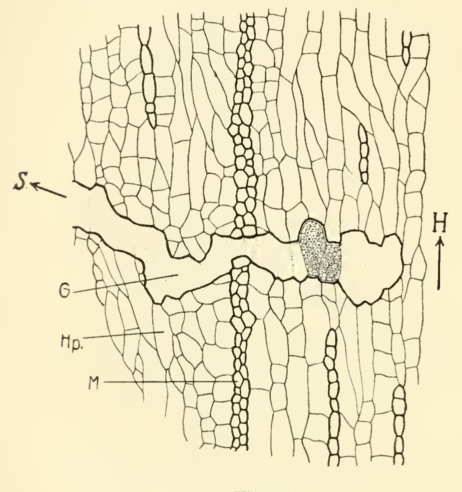


Fig. 54.
Querverlaufendes Gefäß (*G*) in einem dekapitierten Zweig von *Tilia americana*. *H* Richtung des Hauptastes, *S* die des Seitenastes, *Hp* Holzparenchym, *G* Gefäß. Nach Neeff.

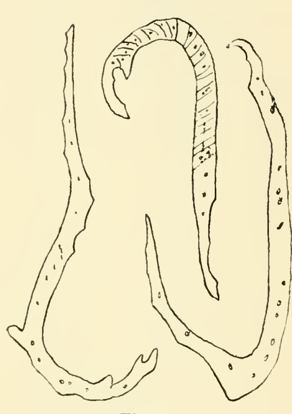


Fig. 55.
Abnorm gestaltete Wundholztracheïden von *Cydonia japonica*, teils mit, teils ohne Schraubenband. Nach Vöchting.

Analoge Veränderungen und Fusionen spielen sich auch im Rindenteil ab, in welchem Neeff querverlaufende, kurzgliederige Siebröhren auffand, die unter unmittelbarer Beteiligung des Markstrahlgewebes aus dem parenchymatischen Produkt der jungen Phloëmelemente entstanden waren. —

Weitere Anomalien im Faserverlauf kommen durch die an vielen Wundholzbildungen auffälligen Knäuelbildungen zustande, in welchen besonders tracheale und faserähnliche Anteile des Wundholzes wirbelartig ineinander gedreht sich zeigen.

Solche Wirbelbildungen finden sich nicht nur an der Grenze zwischen verschiedenartig orientierten Anteilen des Wundholzes (Fig. 51), sondern auch unabhängig von derartigen Richtungsdifferenzen zwischen den normal

verlaufenden Anteilen. Auch der die Schnittfläche der Sproß- und Wurzelstecklinge überragende Kallus kann (*Populus*, *Taraxacum*) knäuelartig gebildete Wundholzkerne entwickeln.

Isolierte Zellen aus Wundholzknäueln zeigt Fig. 55.

Dieselben Anomalien im Faserverlauf finden sich auch in der Wundrinde (VÖCHTINGS Beobachtungen an *Cydonia japonica*[1]), ja sogar in Ge-



Fig. 56.
Knäuelbildung im Markstrahlgewebe; tangentialer Längsschnitt durch den sekundären Zuwachs einer schrägen Kopulation von *Tilia euchlora* auf *T. platyphylla*. Nach OHMANN.

weben, die aus parenchymatischen Elementen sich zusammensetzen, wie die Markstrahlen[2]) (Fig. 56).

1) VÖCHTING, a. a. O. 1892, 136.

2) Vgl. z. B. OHMANN, Über die Art und das Zustandekommen der Verwachsung zweier Pfropfsymbionten (Zentralbl. f. Bakt. 1908, Abt. II, **21**, 232, 252).

Wir werden im nächsten Abschnitt und namentlich bei den entwicklungsmechanischen Erörterungen des „Allgemeinen Teiles“ eingehend auf die Knäuelbildungen zurückzukommen haben.

Alle hier beschriebenen Anomalien im Verlauf der Fasern bedingen Strukturen, die als maserige (gemaserte) bezeichnet werden. Von Masern oder Maserkröpfen pflegt man bei allen denjenigen abnormen Holzbildungen zu sprechen, die schon äußerlich als Schwellungen der sie produzierenden Pflanze sichtbar sind[1]. —

Abnorme Kambien in Mark und Rinde.

Kambium und Kambialkallus sind zwar die weitaus wichtigsten Wundholzproduzenten, doch sind auch andere Gewebe befähigt, Xylemmassen zu entwickeln, die den bisher geschilderten und als Wundholz bezeichneten in allen wesentlichen Punkten gleichen.

Daß im Kallus des Markes und der Rinde Wundholz durch Umwandlung der Kalluszellen in tracheale Elemente und nach Neubildung holzliefernder Meristeme entstehen kann, war schon oben zu erwähnen. Sie gleichen den bisher beschriebenen Wundholzgebilden auch darin, daß sie dieselbe Faserorientierung, dieselben Knäuelbildungen aufweisen können, die vorhin zu schildern waren.

Dasselbe gilt schließlich auch für die Kallusmassen, die aus dem Grundgewebe verletzter Blätter sich entwickeln können, und die Xylemkerne, die jene umschließen. Allerdings hat es bei diesen, soweit meine Erfahrungen reichen, meist mit der Ausbildung isolierter parenchymatischer Tracheïden sein Bewenden; reichlichere Mengen trachealer Elemente treten beispielsweise in Form isolierter kugeliger Zellengruppen im Kallus losgelöster *Vicia*-Kotyledonen auf. Auch hier finden wir die Knäuelbildungen in bescheidener Form wieder. —

Eingehender wird die Tatsache zu behandeln sein, daß Mark und Rinde auch ohne Vermittlung eines Kallus Wundholzmassivs oder wundholzähnliche Massen wechselnder Größe in sich entstehen lassen können. Es wird sich bei ihrer Schilderung empfehlen, diejenigen Holzkerne, die nachgewiesenermaßen oder vermutlich nach Verwundung sich entwickeln, gleichzeitig mit denjenigen ihnen ähnlichen zu besprechen, welche unabhängig von traumatischen Störungen entstehen.

Ein dem normalen nicht unähnliches Kambium fand Beyerinck[2] im Mark der Stengel von *Brassica oleracea*, wenn in ihm sich Höhlungen ge-

---

1) Die in der Literatur als Masern beschriebenen Gebilde sind ätiologisch, entwicklungsgeschichtlich und histologisch offenbar recht ungleichwertig. Ich verweise auf Sorauers Handbuch und begnüge mich, einige neuere Arbeiten aus der reichhaltigen Literatur noch zu nennen: Tammes, Über eigentümlich gestaltete Maserbildungen an Zweigen von *Fagus silvatica* L. (Rec. trav. bot. néerland. 1904, 91); Jäger, J., Über Kropfmaserbildung am Apfelbaum (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1908, **18**, 257); Laubert, Rätselhafte Kropfbildungen an Eichen, Birken und Rosenzweigen (D. landwirtsch. Presse 1910, 211); Larcher, Contribution à l'étude des tumeurs de la tige et de ses ramifications (C. r. congr. internat. pathol. comp. Paris 1912); Wulff, Th., Studien über heteroplastische Gewebewucherungen am Himbeer- und Stachelbeerstrauch (Ark. f. Bot. 1908, **7**, Nr. 14); Sperlich, Wurzelkropf bei *Gymnocladus canadensis* Lam. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1913, **23**, 321).

2) Beyerinck, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Amsterdam 1886, 11.

bildet hatten; die Gewebeproduktion war invers: nach außen wurde Holz, nach innen Rinde gebildet.

Unter dem Einfluß der Verwundung ist offenbar die von MÄULE[1]) beschriebene intraxyläre Bildung entstanden: in Zweigen von *Evonymus europaea*, aus deren Rinde rechteckige Stücke herausgenommen worden waren, begannen sich die zwischen Mark und Markkrone liegenden Zellen zu teilen; aus dem neuen Gewebe differenzierten sich ein Kambium, das nach innen Xylem, nach außen Phloëm lieferte, ferner eine neue Rindenzone und eine neue Korkschicht, so daß innerhalb des alten Holzkörpers alle Zonen einer typisch gebauten Achse sich entwickelten.

Noch komplizierter sind die Vorgänge, die KRIEG[2]) an geringelten Zweigen von *Vitis vinifera* im Mark an der Ringelungsstelle entstehen sah. Es bilden sich zunächst meristematische Zellennester und an ihrer Peripherie zwei konzentrische Kambiumringe. Das äußere der beiden Kambien bildete nach innen Phloëm, nach außen Xylem, das innere glich in seiner Produktion dem typischen Verdickungsring; das Holz war besonders parenchymreich.

Ebenfalls auf Wundreiz zurückzuführen sind schließlich die trachealen Zellgruppen, die PRILLIEUX im Mark verschiedener Stecklinge (*Coleus*, *Ageratum*, *Achyranthes* u. a.) entstehen sah[3]), während die von JACCARD gefundenen Tracheïdenknäule in dem Markzwischenstück von *Picea excelsa* mit Verwundung gar nichts zu tun zu haben scheinen[4]). Sie gleichen in dem gewundenen Verlauf der Tracheïden wie durch ihren Reichtum an parenchymatischen Elementen den früher beschriebenen Knäueln.

* * *

Wie im Mark, können auch in der Rinde — außerhalb oder noch innerhalb des Phloëms — unter dem Einfluß der Verwundung neue Kambien entstehen, welche Wundholz und Wundrinde liefern.

Diese Kambien folgen entweder der Richtung des normalen Verdickungsringes und produzieren sekundäre Gewebe, deren Form die der entsprechenden normalen wiederholt — oder es entstehen rindenbürtige hohlkugelähnliche Kambien, die mehr oder minder umfangreiche Wundholzkerne entstehen lassen.

Daß nach Verwundung in der Rinde ein neues extrafaszikuläres Kambium entsteht, das ungefähr äquidistant mit dem normalen verläuft und ähnlich geformte Gewebelagen bildet wie dieses, scheint ein seltener Fall zu sein.

SCHILBERSZKY[5]) gelang es, in Stengeln von *Phaseolus multiflorus* durch Verwundung eine Vermehrung der Leitbündelgewebe anzuregen, und sah „die an den Phloëmbündeln knapp anliegenden, also die an die innersten Schichten der parenchymatischen Primärrinde anstoßenden Zellgruppen sich nach vorhergegangener Beschädigung (durch Unterbrechung

1) MÄULE, a. a. O. 1895, 27.

2) KRIEG, a. a. O. 1908, 8, tab. VII u. ff.

3) PRILLIEUX, Sur les formations ligneuses qui se produisent dans la moelle des boutures (C. R. Acad. Sc. Paris 1882, **92**, 1479).

4) JACCARD, Wundholzbildung im Mark von *Picea excelsa* (Ber. d. D. bot. Ges. 1910, **28**, 62); Étude anatomique de bois comprimés (Mitteil. Schweiz. Zentr.-Anstalt forstl. Versuchswesen 1910, **10**, 53).

5) SCHILBERSZKY, Künstlich hervorgerufene Bildung sekundärer (extrafaszikulärer) Gefäßbündel bei Dikotyledonen (Ber. d. D. bot. Ges. 1892, **10**, 424).

des ringartig zusammenschließenden Gefäßbündelzylinders) zu Teilungen anschicken und so zu Folgemeristem sich gestalten". Die neu entstandene meristematische Zone verhält sich ebenso wie das Kambium und liefert Xylem und Phloëm in derselben Orientierung wie der normale Verdickungsring. Fig. 57 zeigt eine Partie aus dem Querschnitt des *Phaseolus*-Stengels: außerhalb der Hartbastbündel ist der neu entstandene Xylem- und Phloëmteil sichtbar. — Xylemproduzierende rindenbürtige Kambien, die um ein extrafaszikuläres Zentrum sich legen, sind gar nicht selten.

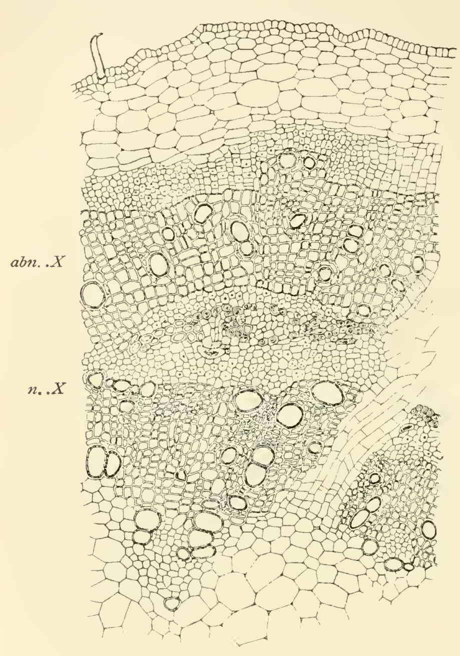


Fig. 57.
Extrafaszikulares Xylem und Phloëm. Querschnitt durch den Stengel von *Phaseolus multiflorus*: oberhalb der normalen Hartbastbündel sind die nach Verwundung entstandenen abnormen Leitbündel zu sehen. *n. X.* normales Xylem, *abn. X.* das nach der Verwundung entstandene abnorme Xylem. Rechts ein Markstrahl. Nach SCHILBERSZKY.

Wie die im Kallus entstandenen Tracheïdengruppen können auch Zellen und Zellengruppen der normalen Rinde den Mittelpunkt abgeben, um welchen die Meristem- und später die Holzbildung erfolgt.

Eingehende anatomische Schilderungen hat SORAUER für die „Knollenmaser" der Kernobstbäume[1]) gegeben, die nach ihm „gern in der Nähe von überwallenden Wundflächen" sich zeigen und dadurch sowie durch ihre histologischen Eigentümlichkeiten in die Nähe der Wundreaktionen der Pflanzen rücken.

SORAUER fand in der Rinde von *Pirus malus* knollige Holzkörper. In ihrem Zentrum lagen ein oder zwei durch verholztes Parenchym getrennte Hartbastbündel. Um diese „lagern sich zunächst annähernd isodiametrische, stumpf aufeinander sitzende, meist stärkeführende Zellen von Holzparenchym in strahliger Lagerung". Allmählich geht diese Zone über „ in engere, derbwandigere, bereits etwas in die Länge gestreckte, horizontal oder schräg verlaufende Holzparenchymzellen, zwischen denen ebenso

1) SORAUER, Die Knollenmaser der Kernobstbäume. Landwirtsch. Versuchsstat. 1879, **29**, 173; Handb. der Pflanzenkrankh. 1886, 2. Aufl., **1**, 726; 1909, 3. Aufl., **1**, 851 ff.

kurze, weite, einfach getüpfelte Gefäßzellen eingestreut liegen. Diese Gruppen sind bereits durch annähernd kubische, in 1—3 Reihen liegende Markstrahlzellen in zahlreiche Bündelkreise geteilt. — Je weiter sich nun die Zellelemente vom Zentrum entfernen, um so schärfer tritt der Unterschied zwischen Markstrahlparenchym und langgestrecktem Fibrovasalgewebe auf. Nahe dem Zentrum schon beginnt ferner die Erscheinung, die sich durch den ganzen in verschiedene Jahresringe geteilten Holz-

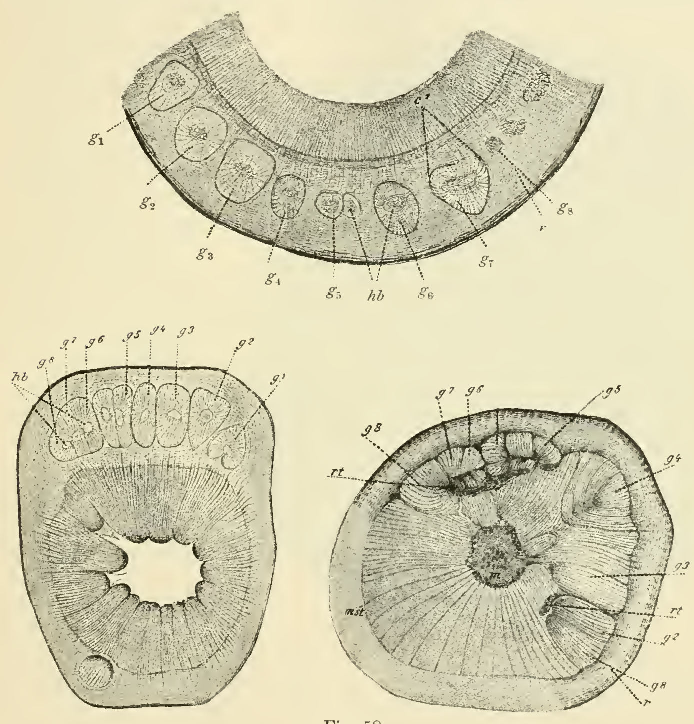


Fig. 58.

Knollenmasern. Querschnitte durch einen Zweig von *Pirus communis* in verschiedenen Höhen; *hb* Hartbastbündel, die von Holzmänteln (g_1—g_8) umgeben worden sind. *r* Rinde, *rt* abgestorbene Rinde. Nach Sorauer.

körper geltend macht, daß nämlich die eine, zwischen zwei Markstrahlen vorhandene Bündelpartie einen anderen Verlauf ihrer Elemente zeigt, als die dicht daneben liegende. Während das Messer die Zellen und Gefäße des einen Bündels fast quer durchschneidet, trifft es die des benachbarten Bündels in der Längsrichtung". — Von den hier geschilderten weichen manche Knollenmasern insofern ab, als ihrem Zentrum das Hartbastbündel fehlt; statt dessen findet sich eine Gruppe Rindenparenchymzellen.

Im wesentlichen den beschriebenen gleich sind die isolierten Holzkörper, die SORAUER in einem Zweige von *Pirus communis* fand, an der eine einseitige flache Anschwellung auffiel. „Der Querschnitt durch die Mitte der Anschwellung zeigte neue isolierte, aber einander seitlich fast berührende Holzkörper, welche sämtlich von dem zentralen Holzzylinder des Zweiges durch eine normale Kambium- und sekundäre Rindenzone getrennt waren. Jedes dieser Holzbündel trug im Zentrum eine Hartbastgruppe und hatte auch den Bau des Zentrums einer Knollenmaser bei dem Apfel. Nur waren die Holzzellen und Gefäße nicht schalenförmig allseitig um das Zentrum gelagert, sondern parallel der Längsrichtung des Zweiges gestreckt; es waren also keine Holzknollen, sondern kurze Holzstränge, die weiter abwärts verfolgt, immer dünner wurden, bis sie eine einfache, aus verholztem Parenchym gebildete, schwache, ringförmige Bastumwallung darstellten.“ Nach oben näherten sich die Stränge immer mehr dem zentralen Holzkörper und vereinigten sich schließlich mit ihm.

Fig. 58 zeigt die in verschiedener Höhe genommenen Querschnitte durch den die Knollenmasern bergenden Teil des Birnbaumzweiges.

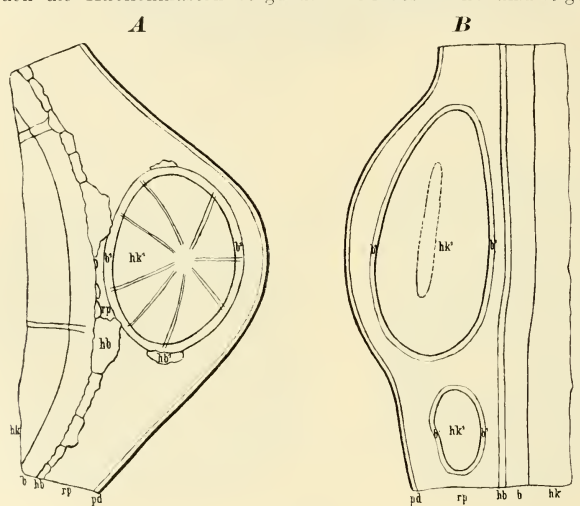


Fig. 59.

Rindenknollen (*Fagus silvatica*). *A* Querschnitt durch einen Zweig und die Rindenknolle *a*; *B* Längsschnitt, auf welchem eine größere (*b*) und eine kleinere Rindenknolle getroffen sind; *pd* Periderm; *rp* Rindenparenchym; *hb* Hartbast; *b* Weichbast; *hk* Holzkörper des die Knollen tragenden Astes; *hb'*, *b'*, *hk'* die entsprechenden Gewebe der Knollen. Nach KRICK.

Analoge Holzkörper fand HERSE[1]) wiederholt in Apfelveredelungen, also ebenfalls nach traumatischen Eingriffen in den normalen Fortgang der Gewebebildung. Einmal sah HERSE ein Bastfaserbündel mit Kambium

1) HERSE, a. a. O. 1908, 87. Vgl. auch VOGES, a. a. O. 1913, der die in Rede stehenden Bildungen als abnorme Präventivknospenbildungen anspricht.

und sekundärem Holz sich umschalen; Spuren von zerdrückten Zellen in der Umgebung der Bastfasern sprachen dafür, daß eine lokale Verwundung (Gewebezerreißung oder ähnliches) die Bildung des Holzkernes angeregt hatte.

In diesen Kreis von Erscheinungen sind auf ihre histologischen Charaktere hin auch die isolierten, holzigen Gewebskerne zu rechnen, die in der Rinde von *Fagus silvatica* liegen (Fig. 59), und die von KRICK als „Rindenknollen" eingehend beschrieben worden sind[1]); hinsichtlich ihrer Entwicklung und ihrer histologischen Zusammensetzung zeigen sie noch größere Mannigfaltigkeit als die eben erwähnten Obstbaummasern. Sie entstehen entweder im Anschluß an Präventivknospen oder schwache Kurztriebe, die sich vom Holzkörper des Mutterstammes getrennt haben — ihr Kambium leitet sich alsdann entwicklungsgeschichtlich von dem normalen Verdickungsring ab, insofern es wenigstens anfänglich mit ihm in Verbindung stand —; oder sie bilden sich unabhängig von Knospe und Kurztrieb ohne jede Verbindung mit dem Mutterstamm. In dem letzteren Fall unterscheidet KRICK zwischen Knollen mit zentralem Holzkörper und solchen, welche Korkgewebe im Zentrum umschließen.

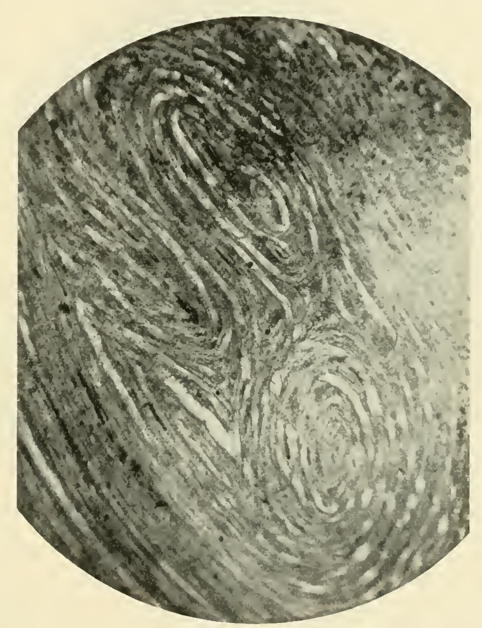


Fig. 60.
Faserknäuel. Gruppe verschieden orientierter Knäuel zwischen normal gerichteten Faserzügen; Rindenknollen von *Castanea vesca*.

Bei der Loslösung der Knospen und Kurztriebe vom Xylemmassiv des Hauptstammes sind Verwundungen unausbleiblich, die man ätiologisch mit der nachfolgenden Bildung wundholzähnlicher Gewebemassen in Verbindung bringen könnte; bei der zweiten Gruppe, welche unabhängig von Seitenknospen zu sein scheint, ist es noch fraglich, ob irgendwelche Wundreize bei ihrer Entstehung im Spiele sind.

Sehr deutlich wird der kausale Zusammenhang zwischen Rindenknollen und Verwundung bei den der Linde: bei *Tilia platyphyllos* fand ich sehr

---

1) Ähnliche Beobachtungen bei KRICK, Über die Rindenknollen der Rotbuche (Bibl. bot. 1891, **25**).

zahlreiche Rindenknollen an alten längst verheilten Astwunden; auf den Überwallungsmassen waren Adventivknospen sichtbar und neben ihnen Holzkerne von wechselnder Größe, die teils noch den Zusammenhang mit einer Knospe oder dem aus einer solchen entstandenen Zweiglein erkennen ließen, teils nichts mit solchen zu tun hatten[1]).

Die Anomalien im Bau des Rindenknollenholzes sind dieselben, welche das Wundholz aufweist. Fig. 60 zeigt eine Gruppe von Faserknäueln aus den Rindenknollen von *Castanea vesca*[2]), die nächste Abbildung (Fig. 61) veranschaulicht den sektorenweise erfolgenden, schon von SORAUER (s. o.) beobachteten Wechsel zwischen verschiedenartig orientierten Faserzügen.

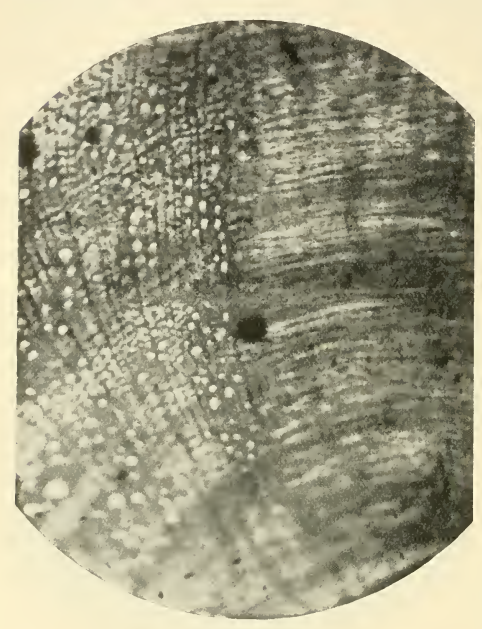


Fig. 61.
Wechsel in der Richtung der Fasern. Quer- neben Längsschnittansicht der Fasern und Gefäße aus einer Rindenknolle von *Castanea vesca*.

Rindenknollen sind noch für eine Reihe weiterer Holzpflanzen bekannt; eingehende Beschreibung für die an *Sorbus* gefundenen hat GERNET geliefert[3]).

Äußere Form und Entwicklungsdauer des Wundholzes.

Eine bestimmte äußere Form kommt dem Wundholzkörper nicht zu. Seine Form wird in erster Linie durch die der Wundfläche bestimmt; nach Quer- und Längsschnitten entsteht daher ein anders gestalteter Wundholzkörper als an Ringel-, Spiralwunden u. dgl. Stets paßt sich der Wundholzkörper in seiner Form den gebotenen Raumverhältnissen an.

---

1) Umwallungswülste von Wundholz entstehen nicht nur über Wundflächen, sondern auch an der Basis von abgestorbenen, ansehnlich dicken Zweigen; der neu entstehende Holzkörper bildet einen dicken, wulstigen Ring um sie. Sehr auffällige Bildungen dieser Art sind mir von *Populus tremula* bekannt. Offenbar handelt es sich bei ihnen im wesentlichen um dieselben Bildungen wie bei der Umwallung von Knospen und der dadurch herbeigeführten Bildung von Rindenknollen.

2) Nähere Untersuchungen über die Genese dieser Rindenknollen, die vermutlich auf Präventivknospen zurückzuführen sind, liegen noch nicht vor.

2) GERNET, Über die Rindenknollen von *Sorbus aucuparia*. Moskau 1860. Vgl. KRICK, a. a. O. und SORAUER, a. a. O. 1909, 854. — Vgl. ferner KUYPER, Een paar

Große Wundflächen werden allmählich überwallt, indem vom Rande her Wundholz und Wundrinde zentripetal wulstartig vorwärts wachsen (Fig. 62), schließlich zusammentreffen und durch Verwachsung die Wunde endgültig schließen.

Für unsere Betrachtungen ist es gleichgültig, ob das Kambium durch Verwundungen, durch zufällige oder absichtlich beigebrachte mechanische Eingriffe in seine Integrität zur Bildung von Überwallungswülsten angeregt wird oder nach lokaler Schädigung durch Frost solche bildet. Bringt z. B. der Frost Kambiumstellen von beliebigem Umfang zum Absterben, und wird

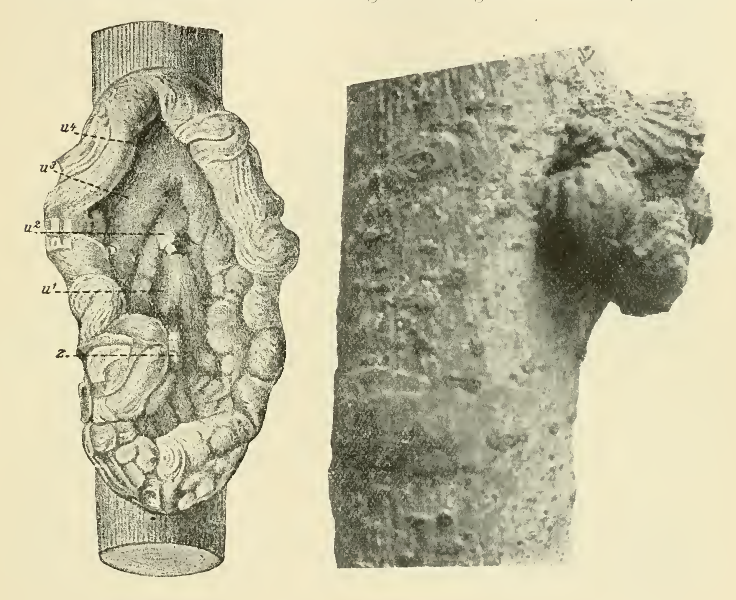


Fig. 62. Fig. 63.

Fig. 62. Offener Krebs. Stück eines Zweiges von *Pirus malus*, an welchem ein Zweigstumpf (sein Rest ist bei z sichtbar) unvollkommen umwallt wird; u^1, u^2, u^3 und u^4 die verschiedenen Jahrgänge der Krebswucherung. Nach SORAUER.

Fig. 63. Rindenwucherung an *Quercus*.

die tote Stelle später durch Wundholzwülste unvollkommen umwallt, so spricht man von Krebs (Frostkrebs usw.); entstehen durch Bersten des Holzes die sogenannten Frostrisse, so nennt man die bei ihrer Verheilung entstehenden Wundholzmassen Frostleisten. Über die Bedeutung und

eegenaartige verschijnselen bij *Hevea brasiliensis* (Bull. Dep. Landb. Surinam 1913, **30**, 48; vgl. Bot. Zentralb. 1914, **126**, 8); Maserbildung bei *Hevea brasil.* (Rec. trav. bot. néerland. 1913, **10**, 137); daß die Holzknollen auch an der der Zapfstelle gegenüberliegenden Seite des Stammes gefunden werden, beweist nichts gegen die Vermutung, daß auch hier traumatische Reize die Bildung der Knollen fördern oder hervorrufen.

die Verbreitung dieser Erscheinungen geben die Handbücher der Phytopathologie[1]) nähere Auskunft.

Die Entwicklungsdauer des Wundholzes schwankt ebenso wie die des Kallus mit den äußeren Verhältnissen innerhalb weiter Grenzen. Bekannt ist, daß beim „Krebs" die Überwallungswülste entsprechend der größeren Empfindlichkeit ihrer parenchymreichen und besonders wasserhaltigen Gewebe alljährlich im Winter unter der Einwirkung der Kälte zugrunde gehen, so daß im folgenden Jahre der geschädigte Baum durch abermalige Umwallung seine Wunde zu heilen „sucht". Unter diesen Umständen kann viele Jahre hindurch Wundholz gebildet werden, dessen Wülste sich terrassenartig übereinander legen. „Geschlossener Krebs" liegt vor, wenn die Wundfläche bis auf einen schmalen Spalt verschlossen wird; bleibt eine breite Wundfläche frei, so handelt es sich um „offenen Krebs" (Fig. 62). Mit jeder neuen Umwallung gewinnt der Krebs an Umfang und kann schließlich den ganzen Stamm umfassen.

Die in Fig. 63 dargestellte ungewöhnlich starke Wucherung eines Eichenzweiges, die möglicherweise auf Trauma zurückzuführen ist, besteht ganz vorzugsweise aus Rindengewebe; sie ist dadurch besonders auffallend, daß hier scheinbar eine bestimmte äußere Gestalt angestrebt wird. Die testudinariaartige Form kommt aber lediglich dadurch zustande, daß die zuerst gebildeten äußeren Schichten gesprengt werden.

4. Wundkork.

Nach Verwundung der verschiedensten Organe — Wurzeln, Knollen, Rhizome, oberirdischer Achsen, Blätter, Blütenteile und Früchte — bilden sich vielfach in meist unmittelbarer Nachbarschaft der Wundfläche mehrere Schichten von reihenweise geordneten Zellen. Da die neu entstandenen Wände auf die bekannten Reagentien (Schwefelsäure, Chlorzinkjod, Sudan III usw.) ebenso reagieren wie die des Korkes, da das abnorme Gewebe in der Anordnung seiner Elemente mit dem Kork übereinstimmt, und da ferner die Abhängigkeit seiner Entstehung von den durch die Verwundung geschaffenen abnormen Bedingungen unverkennbar ist, bezeichnet man die geschilderten Produkte seit langer Zeit als Wundkork oder Wundperiderm.

Wundkork wird meist an allen Teilen der Wunde ausgebildet und schließt an ihren Rändern unmittelbar an das normale Hautgewebe des verletzten Pflanzenorgans, Epidermis oder Kork, an. Die Korkneubildung kommt somit einem Wundverschluß gleich. Auch dann, wenn es sich um ein von großen Interzellularräumen durchsetztes Gewebe handelt, vermag der nach Verwundung in ihm entstehende Wundkork eine kohärente Gewebeplatte zu bilden, da seiner Bildung Wachstum der Zellen vorausgeht, durch welches die Interstitien geschlossen werden.

Mit der Wundkorkbildung kombiniert sich sehr oft noch ein anderer Prozeß, der hinsichtlich der chemischen Eigenschaften seines Produktes mit dem der Wundkorkbildung übereinstimmt: die Zellwände verkorken; als Metakutisierung bezeichnen wir mit A. Meyer die Verholzung von

1) Vgl. z. B. Frank, Krankheiten der Pflanzen 1895, 2. Aufl., **1**, 207 ff.; Sorauer, Handb. d. Pflanzenkrankh., 3. Aufl. 1909, **1**, 584 ff.; Klebahn, Grundzüge der allgemeinen Phytopathologie 1912, 30 ff.

Zellwänden, die sich mit gleichzeitiger Auflagerung von Korklamellen kombiniert[1]). Metakutisierung oder ähnliche chemische Veränderungen der Zellwände sind eine im Pflanzenreich außerordentlich weit verbreitete Wundreaktion, zu der die Gewebe der verschiedensten Art sich befähigt zeigen. Die Kombination mit der Wundkorkbildung pflegt in der Weise vor sich zu gehen, daß die der Wunde unmittelbar anliegenden Zellen ihre Wände metakutisieren und in tiefer liegenden Schichten die Wundkorkbildung erfolgt[2]).

Am häufigsten ist an der Kartoffelknolle der Vorgang der Wundkorkbildung untersucht worden. Wunden jeder Art werden in der kürzesten Zeit — geeignete äußere Bedingungen vorausgesetzt — von dem Knollengewebe verheilt, so daß sich dieses überall zugängliche Objekt zur Prüfung

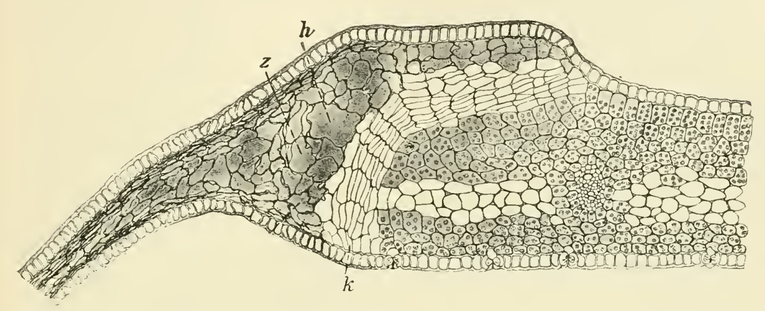


Fig. 64.
Wundkork. Querschnitt durch ein Blatt von *Clivia*; unter dem toten Gewebe wird eine allseits bis zur Epidermis reichende Korkplatte gebildet. *k* Wundkork, *h* und *z* totes Gewebe. Nach SORAUER.

der Entwicklungsgeschichte des Wundkorkes besonders empfiehlt. Bei seiner Bildung spielen sich folgende Veränderungen in dem bloßgelegten Parenchym ab: bringt man der Länge nach durchschnittene Kartoffelknollen in einen mäßig feuchten Raum und überläßt sie bei ca. 20° C ihrem weiteren Schicksal, so tritt bereits nach 12 Stunden ein Verschluß der Wundfläche ein, indem die Membranen der unmittelbar unter der Wunde liegenden unversehrten Zellen und die der Wunde zugewandten Membranteile der nächstfolgenden Zellenlage verkorken (Fig. 65 *A*). Diese Verkorkung schreitet mehr und mehr nach innen vor, indem die Wände der zweiten und nächstfolgenden Zellenlagen nun in allen ihren Teilen Korkreaktion geben.

1) Vgl. namentlich MÜLLER, HEINR., Über die Metakutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen des Monokot. (Bot. Ztg. 1906, Abt. I, **64**, 53). Die Bedeutung der Verholzung und des Verkorkungsprozesses für die Vorgänge des Wundverschlusses („caractérisation ligno-subéreuse) hat TISON (Rech. s. la chute des feuilles chez les Dicot. Mém. Soc. Linn. Normandie 1900, **20**, 121; Remarques s. la cicatrisation des tissus sécréteurs d. l. blessures des pl. Bull. Soc. Linn. Normandie 1904, sér. V, **8**, 176) hervorgehoben; DEVAUX (La lignification des parois cellulaires d. les tissus blessés. Actes Soc. Linn. Bordeaux 1903, sér. VI, **8**, XCVIII) findet verholzte Wände im Wundkork u. dgl. m.; Beobachtungen an Blättern bei WYNEKEN, Zur Kenntnis der Wundheilung an Blättern. Diss., Göttingen 1908.

2) Vgl. z. B. BRENNER, Untersuchungen an einigen Fettpflanzen (Flora 1900, **87**, 398; Beobachtungen an verwundeten *Sempervivum*-Blättern).

Appel, dessen Schilderung wir hier folgen, arbeitete mit Daberschen Kartoffeln[1]) und sah 48—60 Stunden nach der Verwundung in der dritten oder vierten Zellenschicht unter der Wundfläche die das Periderm kennzeichnenden Querwände auftreten (Fig. 65 *B*); diese verkorken dann ebenso wie die Wände der Zelle, in der sie entstanden sind. Die Querteilungen erfolgen stets parallel zur Wundfläche. Nur ausnahmsweise finden sich tiefer im Innern noch Parenchymzellen mit Membranpartien, die Korkreaktion geben, wohl aber tun dieses die Membranen der Gefäße noch in ansehnlicher Entfernung von der Wundfläche.

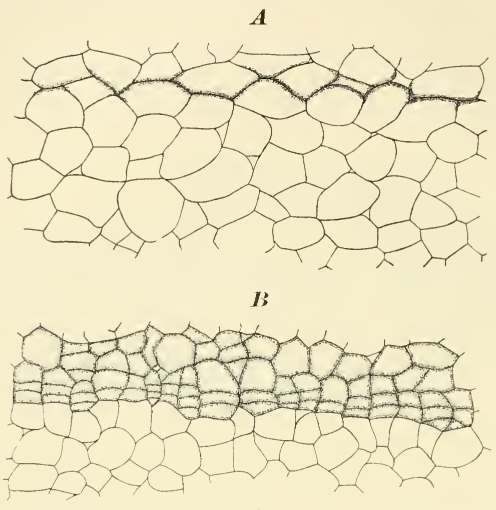


Fig. 65.
Entstehung des Wundkorkes im Parenchym der Kartoffelknolle. *A* Verkorkung der dem Wundrand benachbarten Membrananteile, ca. 12 Stunden nach der Verwundung; *B* Zellteilung (Peridermbildung), 48—60 Stunden nach der Verwundung. Nach Appel.

Varianten kommen in das Schema der Entwicklung dadurch, daß mehr oder minder starkes Wachstum der an der Wundfläche liegenden Zellen der Bildung des Periderms vorausgeht, und die Zahl der Querteilungen und der aus ihnen hervorgehenden Zellenschichten wechselt.

Zur Beteiligung an der Wundkorkbildung sind alle normalen Gewebeformen befähigt. Das bei weitem leistungsfähigste Gewebe ist, wie in vielen anderen Fällen, auch hierbei das Grundgewebe: sowohl die zartwandigen, parenchymatischen Anteile als auch die Kollenchymfasern sind zur Wundkorkproduktion befähigt. Neben ihnen kommen das Kambium und die von ihm gelieferte Rinde in Betracht und schließlich auch die Epidermis: wenn die letztere bei der Wundkorkbildung in Aktion tritt, scheint im allgemeinen jede Zelle nur sehr weniger Teilungen fähig zu sein. An Wunden der Stengel und Blätter bilden unter Umständen die Derivate der Epidermis, des Grundgewebes und des Leitbündelgewebes zusammen eine einheitliche Wundkorkplatte, während der normale Stammkork, wie bekannt, aus Epidermis oder Grundgewebe in einer für Gattungen und Familien konstanten Weise hervorzugehen pflegt.

Auch pathologische Gewebe sind zur Bildung von Wundkork befähigt: auf der Oberfläche des Kallus bildet sich, wenn die äußersten Zellenlagen

1) Appel, Zur Kenntnis des Wundverschlusses bei den Kartoffeln (Ber. d. D bot. Ges. 1906, **24**, 118).

abgestorben sind, gewöhnlich eine Wundkorkschicht. Von der Beteiligung der Thyllen an der Wundkorkbildung (TISON) war schon die Rede[1]).

Die Lebhaftigkeit, mit der sich die Zellen verschiedener Art an der Wundkorkbildung beteiligen, ist eine verschiedene. An einer Wundfläche geeigneter Objekte, z. B. an den Hypokotylen von *Phaseolus* kann man sich davon überzeugen, daß die äußersten Rindenlagen teils gar nicht, teils mit nur wenigen Zellenteilungen, welchen starkes Wachstum vorausgehen kann, sich beteiligen, so daß relativ großzelliger, oft unregelmäßig gebauter Wundkork entsteht; da aber, wo die Wundfläche den Zentralzylinder erreicht oder ihm nahe kommt, finden zahlreiche Teilungen statt, und entstehen relativ kleine, flache Wundkorkzellen in regelmäßigem Verbande.

Ferner unterscheiden sich die verschiedenen Gewebeformen dadurch, daß der Abstand der Wundkorkschicht von der Wundfläche ein verschiedener sein kann. Nach FIGDOR[2]) und OLUFSEN[3]) ist dieser Abstand im Gefäßbündelring am geringsten, größer in der Rinde, am größten im Mark; OLUFSEN fand diese Unterschiede an unentwickelten Kartoffelknollen und parenchymreichen Blütenstielen sehr deutlich wahrnehmbar.

OLUFSEN beobachtete ferner, daß an sehr kleinen Teilungsstücken von Kartoffelknollen eine durch das Trauma bedingte „Überreizung" in der Weise zum Ausdruck kommen kann, daß nicht nur eine Schicht von Zellen Wundkork produziert, sondern in progressiver Korkbildung alle Zellschichten des Gewebestückes Teilungen erfahren (vgl. Fig. 66).

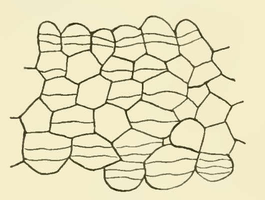


Fig. 66.
Progressive Korkbildung: in besonders kleinen Gewebsstücken der Kartoffelknollen nehmen zahlreiche Zellenlagen an der Korkbildung teil. Nach OLUFSEN.

Bleiben auf der Wundfläche Wachstum und Teilung der Zellen aus, so kann trotzdem das Gewebe eine Korkverheilung der Wunde erzielen, indem die lebenden Zellen innen auf ihren Membranen verkorkte Lamellen anlagern (Metakutisierung). In Holz und Rinde kann eine derartige Korkverheilung stattfinden[4]) — im Holze nehmen an ihr naturgemäß nur die Holzparenchym- und Markstrahlzellen teil. HERSE fand die Metakutisierungszone bei *Pirus malus* im Holz ca. 0,2 mm breit; ihr Abstand von der Wundfläche ist in den verschiedenen Gewebearten, die durch die Wunde bloßgelegt worden sind, ungleich groß.

Nahe verwandt mit der Metakutisierung sind die Erscheinungen der Kutikulaneubildung, die an der Oberfläche bloßgelegter Zellen und nur an denjenigen Membranteilen erfolgt, welche nach der Verwundung an die Außenwelt grenzen. Wir wollen bei Besprechung der Regenerationserscheinungen hierauf zurückkommen. —

1) Eine Wundkorkschicht, die durch das mit proliferierendem Gewebe erfüllte Lumen eines Harzganges (*Pinus silvestris*) verläuft, bildet HOUARD ab (Rech. anat. s. les galles de tiges. Bull. scient. France et Belgique 1903, **38**, 140, 193).

2) FIGDOR, Experimentelle und histologische Studien über die Erscheinungen der Verwachsung im Pflanzenreich (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1891, **100**, 193).

3) OLUFSEN, Untersuchungen über Wundperidermbildung an Kartoffelknollen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1903, **15**, 269, 283).

4) VOSS, Über Verkorkungserscheinungen an Querwunden bei *Vitis*-Arten (Ber. d. D. bot. Ges. 1904, **22**, 560); HERSE, Beiträge zur Kenntnis der histologischen Erscheinungen bei der Veredlung der Obstbäume (Landwirtsch. Jahrb. 1908, **37**, Er-

Der histologische Charakter des Wundkorkes wird durch die Reihenanordnung seiner tafelförmigen Elemente gekennzeichnet. Die Wände des Wundkorkes sind stets dünn und oft gefältelt; auch bei *Cytisus*, dessen normaler Stammkork bekanntlich aus dickwandigen Zellen besteht, fand ich den Wundkork zartwandig. Differenzierungen irgendwelcher Art, Zonenbildung, Lentizellen u. dgl. sind beim Wundkorke selten. Bei Kakteen zeigt der Wundkork auffällige Differenzierungen, indem er denselben Wechsel zwischen dünn- und dickwandigen Schichten aufweisen kann wie der normale Kork[1]) (*Echinocactus Lecontei*); andere Beispiele für geschichteten oder differenzierten Wundkork sind mir bisher nicht bekannt geworden. Die Untersuchung von Pflanzen, deren normaler Achsenkork irgendwelche Differenzierungen aufweist, macht vielleicht mit weiteren Beispielen bekannt. Meistens sind die Zellen des Wundkorkes größer als die des normalen Periderms. —

Beachtenswert ist, daß auch diejenigen Pflanzen, welche unter normalen Verhältnissen keinen Stengelkork, sondern „Kutikularepithel" entwickeln, zur Ausbildung von Wundkork befähigt sein können (Untersuchungen an *Viscum*)[2]).

Bei *Ilex aquifolium* (Verwundung von Blättern) sah ich an der nämlichen Wunde Kutikularepithel (s. unten Fig. 84) und typischen Wundkork sich mit einander kombinieren.

Nach Voges soll Wundkork auch Lentizellen (*Pirus*)[3]) entwickeln können. —

Wundkork kommt nicht nur an denjenigen Stellen zustande, an welchen irgendwelche mechanische Insulte die Integrität eines Organes zerstört haben, sondern auch dort, wo oberflächlich gelegene Teile eines Organs abgestorben (Fig. 64 u. 67) oder inmitten des lebenden Gewebes (Fig. 71) nekrotische Herde entstanden sind. Rings um diese toten Massen bilden sich Wundkorkschichten, die den toten Anteil des Gewebes von dem lebenden allseits isolieren und in sich geschlossene Mäntel darstellen, deren Form im wesentlichen die der nekrotischen Gewebeinseln wiederholt. Die Korkbildung erfolgt in zentripetaler Richtung; Nommensen (a. a. O.) sah Korkmäntel von mehr als 20 Zellenlagen entstehen.

Was für Agentien dem Leben der Zellen ein Ende gemacht haben, ist dabei für die Korkbildung von ganz untergeordneter oder ohne jede Bedeutung. Tubeuf[4]) erhielt um die in der Rinde verlaufenden Blitzspuren in Koniferen dieselben Korkhüllen wie Sorauer um Frostspuren in Laub- und Nadelbäumen[5]). Dieselben Korkhüllen entstehen um

---

gänzungsbd. **4**, 71); Voges, Über Regenerationsvorgänge nach Hagelschlagwunden an Holzgewächsen (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1913, **36**, 533); Mager, Versuche über die Metakutisierung (Flora 1914, **106**, 42). — Hier sei noch die Beobachtung Sauvageaus erwähnt, daß bei Wasserpflanzen (*Potamogeton* u. a.) nach Füllung der Interzellularräume mit Wasser die den Luftgang auskleidenden Zellwände verkorken (Sur les feuilles de quelqu. monocotyl. aquatiques, Thèse, Paris 1891, 181).

1) Nommensen, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Kakteen insbes. ihres Hautgewebes. Diss., Kiel 1910.

2) Über den Begriff des Kutikularepithels vergleiche Damm, Über den Bau, die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei den Dikotylen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1901, **11**, 219).

3) Voges, a. a. O. 1913.

4) Tubeuf, Über die anatomisch-pathologischen Befunde bei gipfeldürren Nadelhölzern (Naturwiss. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtschaft 1903, **1**, 309); Tubeuf und Zehnder, Über die pathologische Wirkung künstlich erzeugter elektrischer Funkenströme auf Leben und Gesundheit der Nadelhölzer (ibid. 1903, 448).

5) Sorauer, Blitzspuren und Frostspuren (Ber. d. D. bot. Ges. 1907, **25**, 157).

die durch Parasiten abgetöteten wie um spontan abgestorbene Zellengruppen usw.

Auch die Qualität und der histologische Charakter der abgestorbenen Zellen sind ohne Einfluß auf die Korkbildungsvorgänge. Sehr anschaulich zeigen die von MAHEU und COMBES gelieferten Figuren, wie bald um pathologisch veränderte Gefäße (*Gypsophila perfoliata*), bald um abgestorbene Partien von Milchröhren (*Tragopogon pratensis*) oder um Sekretorgane (*Ginkgo biloba*) die gleichen Wundkorkhüllen sich bilden[1]).

Selbst um Bastfasergruppen herum, die irgendwelchen Zersetzungsvorgängen anheimgefallen sind, sieht man zuweilen Wundkorkmäntel sich bilden, und sehr oft umschließen diese größere Gewebepartien, die aus Zellen der verschiedensten Art sich zusammensetzen (Fig. 71). Hiernach wird verständlich, daß unter Geweben, welche durch ihre Zartwandigkeit oder andere Qualitäten dem Vertrocknungstode besonders ausgesetzt sind, sehr oft Wundkorkbildung eintritt; das gilt für hinfällige normale Gewebe, wie die Lentizellhydathoden ARESCHOUGS[2]) ebenso wie für kurzlebige pathologische Gebilde, z. B. die großzelligen Intumeszenzen von *Hibiscus* und anderen Gewächsen, die von dem Gewebe ihres Mutterbodens durch eine Korkschicht abgetrennt werden. Die sehr umfangreichen, viele Zellenlagen hohen Korkpolster, die nach SORAUER[3]) unter der Einwirkung feuchter Luft an den Beerenstielen von *Vitis* sich bilden, sind vielleicht eine Folgeerscheinung irgendwelcher hyperhydrischer Gewebebildungen. Ähnliche Bewandtnis hat es möglicherweise mit der von demselben Forscher beschriebenen Korksucht der Stachelbeeren, deren Blätter flügelartige Korkpolster entwickeln oder sich über und über mit Kork bedecken können.

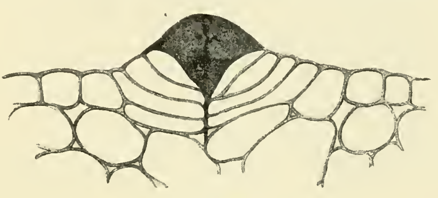


Fig. 67.

Korkbildung um nekrotische Gewebsanteile. Isolierung toter Schließzellen von *Begonia vitifolia* durch Korkbildung. Nach VOUK.

Nicht immer wird es leicht sein, zwischen physiologischem Zellentod und pathologischem scharf zu scheiden und zu ergründen, ob die um tote Zellen sich bildenden Korklagen als pathologisches Gewebe anzusprechen sind oder nicht. Fig. 67 zeigt, wie tote Schließzellen von *Begonia vitifolia* umkorkt werden[4]).

Als besonders weitgehend macht sich die progressive Korkbildung bei den von BACHMANN studierten Korkwucherungen auffällig[5]). Bei diesen handelt es sich um lokale Korkbildungen, die histologisch und entwicklungsgeschichtlich mit dem Wundkork übereinstimmen, und an deren

1) MAHEU et COMBES, S. quelques formations subéro-phellodermiques anormales (Bull. soc. bot. France 1907, **54**, 429).

2) ARESCHOUG, Untersuchungen über den Blattbau der Mangrovepflanzen (Bibl. bot. 1902, **56**).

3) SORAUER, Handb. d. Pflanzenkrankh. 1909, 3. Aufl., **1**, 432.

4) VOUK, Über eigenartige Pneumathoden an dem Stamme von *Begonia vitifolia* SCHOTT (Ber. d. D. bot. Ges. 1912, **30**, 257).

5) BACHMANN, Über Korkwucherungen auf Blättern (Jahrb. f. wiss. Bot. 1879/81, **12**, 191).

Zustandekommen außerordentlich zahlreiche Gewebeschichten sich beteiligen können. Auf den Blättern von *Aeschynanthus sanguineus* können ober- und unterseits Korkwucherungen entstehen; in dem Hypoderm erfolgen zahlreiche Teilungen, es kommt stellenweise zur Bildung erhabener Polster, die aus zahlreichen Lagen regelmäßig geschichteten Korkes bestehen; von hier greift die Korkbildung auf die sehr langen prismaförmigen Wasserspeicherzellen über, die senkrecht zu ihrer Längsachse eine oder einige Teilungen erfahren. In anderen Fällen beginnt die Korkbildung auf der Blattunterseite, das Schwammparenchym liefert reichliche Korkmassen, die kurzen Palissadenzellen erfahren nur wenig Teilungen, die Gefäßbündel werden hier und da zu Zentren besonders energischer Korkbildung. Vom Assimilationsgewebe greift die Korkbildung auf die bereits vorhin erwähnten wasserspeichernden Zellen über. Gleichviel ob von oben oder unten die Korkbildung sich verbreitet, kann sie das Blatt in seiner ganzen Dicke durchsetzen und von Epidermis zu Epidermis vordringen; das Korkgewebe stirbt bald ab und zerbröckelt, so daß die Blätter Perforationen bekommen. Analoge Korkbildungen zerstören auch das Rindengewebe der Achsen von *Aeschynanthus sanguineus*. Bachmann hat derartige Korkbildungen ferner an *Zamia*, *Dammara*, *Ilex*, *Eucalyptus*, *Camellia*, *Peperomia* u. a. gefunden. Einzelheiten bei Bachmann.

Fast immer gehen die Korkbildungen von der subepidermalen Zellenlage aus, seltener von der Epidermis oder den tiefer liegenden Gewebeschichten; der Entstehungsmodus ist aber nicht konstant, und selbst auf dem nämlichen Blatte fand Bachmann Korkbildungen, die von verschiedenen Schichten ihren Ausgang genommen hatten.

Sorauer untersuchte analoge Korkbildung bei *Opuntia*, *Phyllocactus* und anderen Kakteen; für *Phyllocactus* werden von ihm die Zellteilungen beschrieben, mit welchen in der unmittelbarsten Umgebung der Gefäßbündel die Bildung der Korkwucherungen eingeleitet wird. Sorauer bringt ihre Entstehung mit lokalen hyperhydrischen Veränderungen im Innern der Gewebe („inneren Intumeszenzen", s. o. p. 47) in Verbindung — eine Erklärung, die nicht unwahrscheinlich klingt und nähere Nachprüfung verdient[1]). Die von Bukvic beobachteten Beziehungen zwischen der Korkbildung der Kakteen und den thylloiden Verstopfungen der unter den Spaltöffnungen gelegenen Interzellularräume [2]) sprechen ebenfalls für Sorauers Erklärung.

Die großen oder kleinen Korkflecke, welche die Oberfläche der Stein- und Kernobstfrüchte, namentlich der Äpfel, und auch fleischige Früchte anderer Art (*Citrus*, *Vitis*, *Cucurbita* usw.) verunzieren, haben Ähnlichkeit mit Wundkork und werden von Sorauer[3]) auch ätiologisch mit diesem identifiziert. Daß die Korkflecke beim Heranwachsen der Früchte gesprengt werden, und die entstandenen Rißwunden durch Wundkork verheilen, ist sicher; ob aber auch die ersten Anfänge der Korkfleckbildung an kleine Wunden oder an lokale Nekrosen gebunden sind oder vielleicht ganz unabhängig von solchen entstehen, bedarf noch näherer Prüfung.

1) Sorauer, a. a. O. 1909, 427ff.

2) Bukvic, Die thylloiden Verstopfungen der Spaltöffnungen und ihre Beziehungen zur Korkbildung bei den Kaktazeen (Österr. bot. Zeitschr. 1912, **52**, Nr. 11). Über die wundkorkartigen Korkflächen an Blättern von *Cotyledon-* und *Crassula*-Arten vgl. auch Lindinger, Korkfäule an morphologischen und physiologischen Blättern (Beih. z. bot. Zentralbl. 1907, Abt. I, **22**, 160).

3) Sorauer, a. a. O. 1909, 432.

Die Fähigkeit zur Wundkorkbildung ist bei den verschiedensten Vertretern der Phanerogamen anzutreffen, desgleichen die Fähigkeit zur traumatischen Metakutisierung. Mit einer ansehnlich großen, histologisch gekennzeichneten Gruppe von Gewächsen, welche zur Wundkorkbildung nicht befähigt sind, hat MYLIUS bekannt gemacht: alle Pflanzen, die ein Polyderm besitzen, sind nicht imstande, Wundkork zu bilden[1]).

Einige Pflanzen, deren Blätter er unfähig zur Wundkorkbildung fand, zählt WYNEKEN auf[2]) (*Salix*, *Saxifraga peltata*, *Gunnera chilensis*, *Paeonia peregrina*, sowie zahlreiche Monokotyledonen).

Bei den Farnen ist es eine weitverbreitete Erscheinung, daß die Wände der durch Trauma bloßgelegten Zellen von einem braunen Stoff imprägniert werden[3]) (A. MEYERS „Vagin").

Metakutisierte korkähnliche Produkte eines nach Verwundung entstehenden Meristems sind bei Farnen beobachtet worden; echter Wundkork fehlt diesen[4]). —

Aus den Untersuchungen, die sich mit dem Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wundkorkbildung beschäftigen[5]), geht hervor, daß bei schwacher Transpiration die Peridermbildung unvollkommen bleibt oder gänzlich unterdrückt werden kann: trockene Wunden verheilen besser durch Peridermbildung, während an feuchten die Bedingungen zur Kallus-

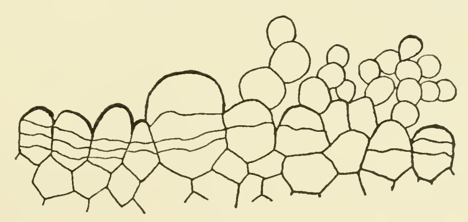


Fig. 68.
Unvollkommene Wundkorkbildung bei der Kartoffelknolle. Im dampfgesättigten Raum hat sich die Wundfläche nicht mit einer kohärenten Korkschicht überzogen, sondern stellenweise Kalluswucherungen entstehen lassen. Nach OLUFSEN.

bildung besser sind; Kartoffelknollen können zwar, wie OLUFSEN gezeigt hat, selbst unter Wasser an ihren Wundflächen noch Kork bilden, doch kann, wie derselbe Autor bemerkt hat, selbst an diesem Objekt stark herabgesetzte Transpiration die Wundkorkbildung stellenweise unterdrücken und zu lokaler Kallusbildung führen (Fig. 68).

---

1) MYLIUS, Das Polyderm. Eine vergleichende Untersuchung über die physiologischen Scheiden, Polyderm, Periderm und Endodermis (Bibl. bot. 1913, **79**).

2) WYNEKEN, Zur Kenntnis der Wundheilung an Blättern. Dissertation, Göttingen 1908.

3) Vgl. WALTER, Über die braunwandigen sklerotischen Gewebeelemente der Farne usw. (Bibl. bot. 1890, **18**); BÄSECKE, Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Scheiden der Achsen und Wedel der Filizinen sowie über den Ersatz des Korkes bei dieser Pflanzengruppe (Bot. Zeitg. 1908, Abt. I, **66**, 25, 56 ff.); HOLDEN, Some wound reactions in filicinean petioles (Ann. of bot. 1912, **26**, 777).

4) BÄSECKE, 1908 a. a. O.

5) KNY, Über die Bildung des Wundperiderms an Knollen in ihrer Abhängigkeit von äußeren Einflüssen (Ber. d. D bot. Ges. 1889, **7**, 152); FIGDOR, a. a. O. 1891; KÜSTER 1903, 1. Aufl., 186 ff.

Sauerstoff ist jedenfalls bei der großen Mehrzahl der bisher geprüften Objekte für die Wundkorkbildung unentbehrlich. Sehr anschaulich weisen die Beobachtungen von KABUS[1]) auf die Bedeutung des Sauerstoffs für die Wundkorkbildung hin; pfropft man frische Schnittflächen von Kartoffelknollen aufeinander, so bildet sich um die Luftblasen, die hier und da zwischen den beiden Stücken eingeschlossen bleiben, ein Wundkorkmantel. Vielleicht sind die Wundkorkbildung, die OLUFSEN für benetzte Wundflächen der Knollen angibt, und ähnliche Befunde auf die Wirkung besonders sauerstoffreichen Wassers zurückzuführen (KABUS).

Bei Wasserpflanzen (*Nymphaeaceae*) kann nach Verwundung typische Wundkorkbildung eintreten[2]); ob dabei die im Interzellularraumsystem festgehaltenen Luftblasen eine Rolle spielen oder nicht, ist nicht bekannt. Wundkork an verletzten Wurzeln von Wasserkulturen (*Funkia Sieboldiana*) beobachtete MAGER[3]).

MASSART und HERSE[4]) treffen durchaus das Richtige, wenn sie betonen, daß zwischen Kallus und Wundkork keine spezifischen Unterschiede bestehen, beide Wundgewebeformen ineinander übergehen, und vor allem äußere Umstände darüber entscheiden, ob diese oder jene sich entwickelt: „Wenn die Zellvermehrung träge verläuft, die neuen Zellen bald in Dauerzellen übergehen und die äußersten, an tote Zellreste oder an die freie Luft angrenzenden verkorken, so reden wir von Wundkorkbildung. Geht dagegen die Zellvermehrung in schnellerem Tempo vor sich und erreicht einen größeren Umfang, so daß die verkorkenden Randzellen dieses Gewebes gegenüber der Menge der parenchymatischen oder noch meristematischen Zellen ganz zurücktreten, so sprechen wir von Kallusbildung."

Völlig unbekannt ist, was für Umstände bei Nekrosen bestimmter Art die Wundkorkbildung ständig unterdrücken: weder an den Basen „hinfälliger" Trichome noch im Umkreis obliterierter Spaltöffnungen pflegt sich Wundkork zu bilden. Die Bedingungen, welche in diesen Fällen keine Wundkorkbildung zustande kommen lassen, hängen wohl mit dem geringen Umfang der Wunden zusammen. Auch aus anderen Beobachtungen ist bekannt, daß die Größe der Wunde und die Masse des durch Trauma zerstörten Gewebes auf die Qualität der Wundreaktionen großen Einfluß haben[5]) und auch über Entstehung oder Ausbleiben des Wundkorkes entscheiden. Andererseits sind Fälle genug bekannt, in welchen auch große Wunden „unverheilt" bleiben, insofern als kein Wundkork sich um sie zu bilden vermag. Hier spielt das Alter der verwundeten Organe seine bedeutsame Rolle; SCHNEIDER-ORELLI[6]) hat gezeigt, daß alte und jugendliche Früchte (*Pirus malus*) ganz verschieden reagieren, und im Gewebe der alten die Wundkorkbildung ausbleiben kann. Außerdem sind offenbar viele durch die Außen-

---

1) KABUS, Neue Untersuchungen über Regenerationsvorgänge bei Pflanzen (Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1912, **11**, 1 ff.); vgl. auch JAHRMANN, Über Heilung von Epidermiswunden (Zentralbl. f. Bakt. 1913, Abt. II, **37**, 564).

2) GÜRTLER, Über interzellulare Haarbildungen usw. Dissertation, Berlin 1905.

3) MAGER, a. a. O. 1914.

4) MASSART, a. a. O. 1898, 58; HERSE, Beiträge zur Kenntnis der histologischen Erscheinungen bei der Veredlung der Obstbäume (Landwirtsch. Jahrb. 1908, **37**, Ergänzungsbd. **4**, 71); WYNEKEN, a. a. O. 1908; OLUFSEN, a. a. O. 1903, 290 ff.

5) Vgl. auch NORDHAUSEN, Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, **44**, 599).

6) SCHNEIDER-ORELLI, Versuche über Wundreiz und Wundverschluß usw. (Zentralbl. f. Bakt. 1911, Abt. II, **30**, 420).

welt herbeigeführten Umstände die Ursache, daß ansehnlich große Wunden keinen Kork entwickeln. Mir fiel auf, daß in Gallen der verschiedensten Art selbst nach starker Verstümmelung keine Wundkorkschichten gebildet werden. Wundkorkfrei fand ich ferner die Nekroseflecken an den Leuchtgaskulturen verschiedener Pflanzen (*Phaseolus*, *Tropaeolum* u. a.), sowie die von der Epidermis ins Grundgewebe fortschreitende Nekrose „ausgesauerter" Bohnen (*Vicia*)[1]) und viele andere Fälle.

Noch auffälliger ist, daß selbst bei Nekroseherden gleicher Herkunft und gleicher histologischer Zusammensetzung bald Wundkorkbildung eintritt, bald solche ausbleibt; so fand Vöchting bei Pfropfungsversuchen mit *Beta vulgaris* nekrotisch gebräunte Gewebeeinschlüsse von Wundkork umschlossen, farblos gebliebene tote Zellen aber ohne solche Hülle.

Ebenso unklar ist, warum manche Wundkorkhüllen um nekrotische Herde nur unvollkommen, d. h. nur in den zuerst entstandenen Schichten Korkreaktion geben, in ihren später entstandenen Lagen aber suberinfreie Zellulosemembranen erkennen lassen.

Ja es können sogar sämtliche Schichten unverkorkt bleiben, so daß es nur im Vergleich mit typisch entwickelten Korkhüllen geschieht, wenn man bei jenen noch von Wundkork spricht. Beispiele für suberinfreie Wundkorkbildungen finden sich wiederum bei Vöchting beschrieben[2]).

Nommensen[3]) schließlich fand, daß die Umschließung der toten Gewebepartien im Xylem der Kakteenwurzeln nur einseitig sich entwickeln kann, derart, daß die nekrotischen Anteile von den lebenden nur einerseits durch Wundkork getrennt werden. Derartige Anomalien im Verlauf und der Form abnormer Kambien werden uns auch bei anderen Gelegenheiten noch begegnen.

* * *

Eine der Wundkorkbildung nahe stehende Erscheinung hat Sorauer als Lithiasis beschrieben[4]). Es handelt sich bei dieser um eine bei manchen Birnensorten auftretende Krankheit, die besonderes anatomisches Interesse beansprucht; sie beginnt nach Sorauer mit der Bildung grubiger Vertiefungen in der Frucht (Fig. 69 *gr*); unter dem abgestorbenen Parenchym *t* bildet sich eine meristematische Zone *m*, die „zunächst aussieht, als ob sie zu einer den Krankheitsherd abschließenden Tafelkorklage werden wollte"; anstatt dessen produziert sie nach außen einige Lagen Rindenzellen, die bald zugrunde gehen, nach innen regelmäßige Reihen von Steinzellen (*f*). Später, wenn das Meristem gestorben ist, kann der Steinzellenkomplex außen krümelig zerfallen.

Die von mir untersuchten Fälle von Steinzellenbildung nach Hagelschlagverwundung stimmen mit dem von Sorauer beschriebenen im wesentlichen überein, unterschieden sich von jenem aber dadurch, daß die sklerosierten Zellen nicht einen zusammenhängenden kugelkappenartigen Mantel bildeten, sondern zahlreiche Nester, die durch Streifen dünnwandiger ebenfalls reihenweise geordneter Parenchymzellen voneinander getrennt waren. Auf diese Weise kam unter dem Meristem eine ähnliche Gewebebildung zustande, wie sie an normalen Teilen die äußersten Lagen des

1) Vgl. Frank, Krankh. d. Pfl. 1895, 2. Aufl., **1**, 258.
2) Vöchting, Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892, 113 ff.
3) Nommensen, a. a. O. 1913, 49.
4) Sorauer, a. a. O. 1909, 3. Aufl., **1**, 169 ff.

Fruchtfleisches kennzeichnet; die sekundär entstandenen Steinzellnester unterschieden sich freilich von den primären durch ihre geringere Größe,

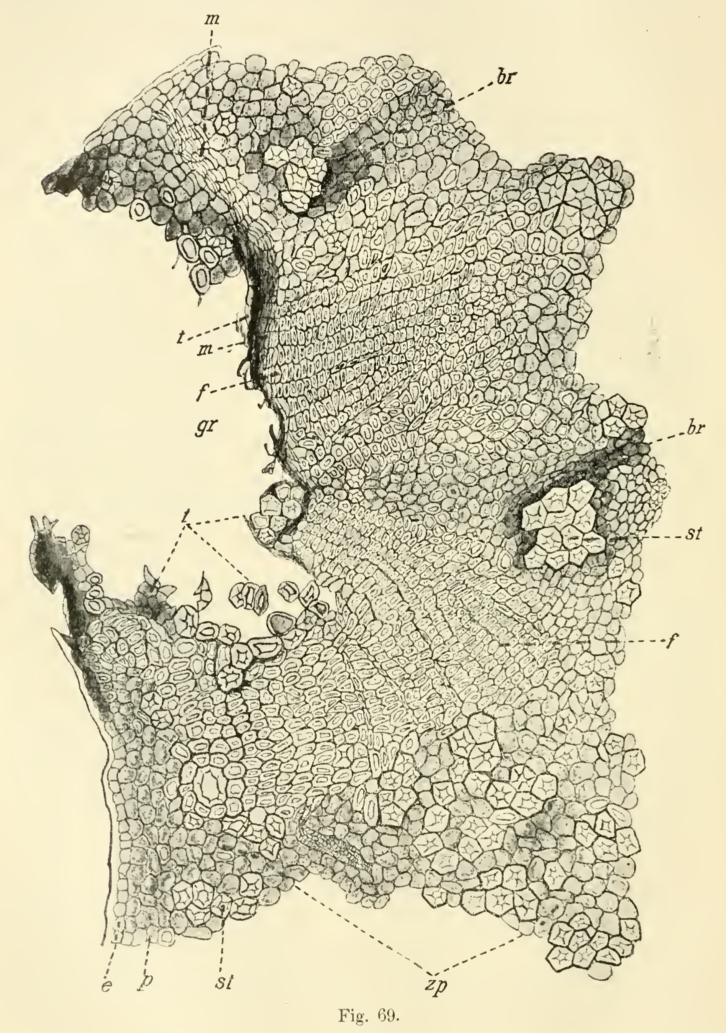


Fig. 69.

Lithiasis der Birnen. Unten normales Gewebe (*e* Epidermis, *p* und *zp* weiches Parenchym, *st* Steinzellennester), *gr* grubige Höhlung der Frucht, *t* tote Zellenschichten, *br* nekrotische Gruppen gebräunter Zellen, *m* abnormes Meristem, *f* die von ihm produzierten Steinzellen. Nach SORAUER.

ihre regelmäßige radiale Reihung und die regelmäßig rechteckige Querschnittsform. — Ähnliche Befunde hat VOGES beschrieben[1]).

5. Gummi- und Harzbildung.

Von allen chemischen Produkten, deren Entstehung zu den Reaktionen lebender Pflanzengewebe auf traumatische Reize gehört, ist das Gummi das wichtigste: die Verbreitung des nach Verwundung gebildeten Gummis ist außerordentlich groß, seine Beziehungen zu den uns interessierenden pathologischen Gewebestrukturen sind sehr mannigfaltig.

Die nach Verwundung entstehenden Gummimassen gehören durchaus verschiedenen Kategorien von chemischen Körpern an, die Beteiligung der Zellen und Zellenteile an der Bildung des Gummi ist ungleich.

Gummibildung geht entweder mit Zellen- und Gewebezerstörung Hand in Hand — oder hat mit solcher nichts zu tun und kann sogar konservierend auf Zellen und Gewebe, auf tote und lebende Anteile des Pflanzenkörpers wirken.

Die Bedeutung des Gummi für die Wundheilung ist infolgedessen in den verschiedenen Fällen ganz ungleich.

Schutzholz.

Bei allen Laubhölzern nehmen, wie namentlich FRANK gezeigt hat, alle durch Wunden bloßgelegten Teile des Holzkörpers dunkle Färbung

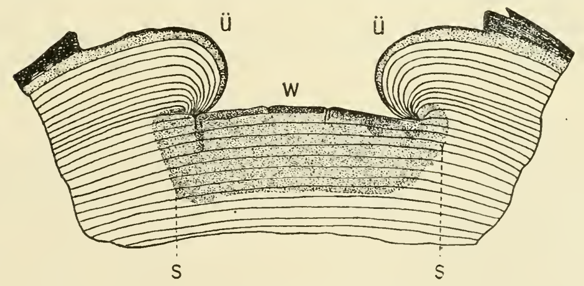


Fig. 70.
Schutzholzbildung an *Betula*. Unter der Flachwunde *w* hat sich bis zur Tiefe mehrerer Jahresringe „Schutzholz“ gebildet (*s—s*). *ü—ü* die Überwallungswülste. Nach FRANK.

an, die gegen die helle des normalen Holzes sich scharf absetzt (vgl. Fig. 70). Es zeigt sich bei mikroskopischer Untersuchung, daß an diesen Stellen die Membranen des Holzes mit einem bräunlichen Farbstoff imprägniert worden sind, und die Lumina der Gefäße und Tracheïden sich mit einer braunen Masse gefüllt haben. FRANK[2]) hat das in diesem Sinne chemisch und physi-

1) VOGES, Über Regenerationsvorgänge nach Hagelschlagwunden an Holzgewächsen (Zentralbl. f. Bakt. 1913, II, **36**, 532).

2) GAUNERSDORFER, Beiträge zur Kenntnis der Eigenschaften und Entstehung des Kernholzes (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1882, Abt. I, **85**, 9); FRANK, Über

kalisch veränderte Holz als Schutzholz bezeichnet; PRAËL hat den Nachweis erbracht, daß es mit dem in alten Stämmen spontan entstehenden Kernholz in allen wesentlichen Punkten übereinstimmt[1]); das sogenannte „falsche Kernholz" der Buchenstämme ist nichts anderes als das nach Verwundung entstandene Schutzholz. Dieselben Gefäßfüllungen wie das Xylem der Holzpflanzen zeigt nach Verwundung auch das der krautigen Gewächse (*Phaseolus multiflorus*, *Helianthus annuus*, *Cineraria cruenta* u. v. a.[2]), bei welchen sich die Gummifüllung mit Wundkorkbildung kombinieren kann.

Als praktisch wichtigste Erkrankung eines krautartigen Gewächses unter den Symptomen der in Gefäßen sich anhäufenden Gummifüllung ist die Serehkrankheit des Zuckerrohres zu nennen[3]).

Die wundgummiliefernden Anteile des Holzes sind die lebenden Markstrahl- und Holzparenchymzellen; Wundgummibildung kann daher nur dort erfolgen, wo lebende Zellen dieser Art vorhanden sind, und die äußersten Zellenlagen der bei der Verwundung bloßgelegten Holzkörper, deren noch lebende Anteile dem Vertrocknungstode anheimgefallen sind, bleiben daher von der Wundgummiproduktion ausgeschlossen.

Die Bildung des Gummi erfolgt auf Kosten der in den parenchymatischen Zellen deponierten plastischen Materialien; von den Parenchymzellen her werden die Lumina der Gefäße usw. mit dem Gummi erfüllt, das nach HERSE die Tüpfelschließhäute besonders leicht durchwandert[4]). WILLS Annahme einer in Gefäßen, Holzfasern usw. wirksamen „bassorigenen", d. h. wundgummiliefernden Schicht der Membranen ist durch nichts gestützt[5]).

Was die Wirkung äußerer Bedingungen auf die Schutzholzbildung betrifft, so ist sicher, daß an geschützten Wunden, d. h. an solchen,

---

die Gummibildung im Holz und deren physiologische Bedeutung (Ber. d. D. bot. Ges. 1884, **2**, 321); Die Krankh. d. Pfl. 1895, 2. Aufl., **1**, 31 ff.; TEMME, Über Schutz- und Kernholz (Landwirtsch. Jahrb. 1885, **14**, 465). — Von der älteren Literatur seien erwähnt HARTIG, TH., Allgem. Forstzeitung 1857, und SANIO, Vergleichende Untersuchung über die Elementarorgane des Holzkörpers (Bot. Zeitg. 1863, **21**, 85); BÖHM, Über die Funktion der vegetabilischen Gefäße (ibid. 1879, **37**, 225).

1) PRAËL, Vergleichende Untersuchungen über Schutz- und Kernholz der Laubbäume (Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, **19**, 1).

2) MOLISCH, Zur Kenntnis der Thyllen, nebst Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1888, Abt. I, **97**, 264, 292).

3) Vgl. z. B. WIELER, Die gummösen Verstopfungen des serehkranken Zuckerrohrs (Beitr. z. wiss. Bot. 1897, **2**, 67); WAKKER u. WENT, De ziekten van het suikerriet op Java, die niet door dieren veroorzaakt worden 1898. — Von weiterer Literatur über Gummifüllung der Gefäßlumina WEBER, C. A., Über den Einfluß höherer Temperaturen auf die Fähigkeit des Holzes, den Transpirationsstrom zu leiten (Ber. d. D. bot. Ges. 1885, **3**, 345); WIELER, Die Funktion der Pneumathoden und des Aërenchym (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, **32**, 503, 512, Wurzeln von *Phoenix*); PETRI, Osservazioni sopra le alterazioni del legno della vite in seguito a ferite (Staz. sper. agr. ital. 1912, **45**, 501; dort zahlreiche weitere Literaturangaben). Über die von PENHALLOW bei den Kordaitazeen gefundenen „Harztracheïden" und Harzbrücken vgl. CONRAD, E., Beiträge zur Morphologie und Anatomie von *Agathis (Dammara) Brownii*. Dissertation, Kiel 1910.

4) HERSE, Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Erscheinungen bei der Veredlung der Obstbäume (Landwirtsch. Jahrb. 1908, **37**, Ergänzungsbd. **4**, 70, 76 ff).

5) WILL, Beiträge zur Kenntnis des Kern- und Wundholzes. Dissertation, Bern 1898; TSCHIRCH u. WILL, Über die Sekretbildung im Wund- und Kernholz (Arch. d. Pharm. 1899, **237**, 369).

welche mit Teer oder Baumwachs luftdicht überzogen worden sind, die Wundgummibildung sehr verzögert oder gar nicht eintritt[1]).

Physikalisch und chemisch wird das Wundgummi durch folgende Reaktionen gekennzeichnet. Vor allem wichtig ist, daß es in Wasser weder löslich ist noch zu quellen vermag; es mag zweifelhaft erscheinen, ob man hiernach das „Wundgummi" noch zu den Gummiarten zählen darf oder nicht. Es ist ferner unlöslich in Alkohol, Äther, Schwefelkohlenstoff, Kalilauge, Schwefelsäure, kalter Salpetersäure und kaltem Königswasser; löslich ist es in warmer Salpetersäure und in Salzsäure + chlorsaurem Kali. Mit Phlorogluzin und Salzsäure färbt es sich meist rot; auch anderen Reagentien gegenüber verhält es sich gewöhnlich wie verholzte Membranen; das Gummi enthält also Hadromal[2]); allerdings treten nach Herses Beobachtungen alle den Holzreaktionen gleichen Wirkungen nur bei dem in Gefäßen und Tracheïden liegenden Wundgummi ein, während das in den Holzparenchymzellen befindliche keine Holzreaktionen gibt. Herse macht auch mit anderen mikrochemischen Unterschieden im Verhalten der in verschiedenen Holzelementen gefundenen Gummimassen bekannt und findet in Übereinstimmung mit Temme, daß auch das in Gefäßen liegende Gummi mikrochemisch sich nicht immer gleich verhält. Nach Molisch gibt das Gefäßgummi von *Vitis vinifera* überhaupt keine Holzreaktion[3]).

Gummihaltige Zellhäute.

Daß an Wundflächen oder in den an solchen entstandenen Kallusmassen Zellen gefunden werden, deren Membranen Phlorogluzin und Salzsäure gegenüber sich wie verholzte verhalten, ist sehr häufig. Nachdem soeben festzustellen war, daß Wundgummi mit diesen und anderen Reagentien sich ebenso färbt, wie verholzte Membranen, liegt der Gedanke nahe, daß bei den auf Phlorogluzin-Salzsäure reagierenden Membranen der Wundgewebe es sich um eine Imprägnation mit Wundgummi oder eine Auflagerung von solchem handeln möchte[4]).

Holzreaktion an den Membranen der durch Verwundung bloßgelegten Zellen beobachtete zuerst Molisch[5]), der zugleich feststellte, daß auch Gewebe wie Kollenchym, Membranen der Siebröhren u. a., die normalerweise keine Neigung zur Verholzung haben, nach Verwundung Ligninreaktion geben. Auf die weite Verbreitung der Erscheinung haben ferner Devaux, Zach u. a. hingewiesen[6]).

Auch die nach Besiedelung durch *Lachnus juglandis* eintretende „Verholzung" der über den Leitbündeln der *Juglans*-Blätter liegenden Gewebe glaube ich in diesen Zusammenhang stellen zu sollen[7]).

1) Vgl. Praël, a. a. O. 1888.

2) Vgl. Czapek, Biochemie d. Pfl. 1913, 2. Aufl., **1**, 678.

3) Molisch, a. a. O. 1888, 290.

4) Küster 1903, 1. Aufl., 165.

5) Molisch, Zur Kenntnis der Thyllen nebst Beobachtungen über Wundheilung in den Pflanzen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1888, Abt. I, **97**, 264, 292).

6) Devaux, La lignification des parois cellulaires des tissus blessés (Actes soc. Linn. Bordeaux 1903, sér. 6, **8**, LXXXXVIII); Zach, Über Vernarbung bei Pflanzen (33. Jahresber. k. k. Kaiser-Franz-Joseph-Staats-Ober-Gymn. Saaz 1906).

7) Küster 1903, 1. Aufl., 64. — Ähnliche Veränderungen werden vermutlich auch durch andere parasitisch lebende, nicht gallenerzeugende Insekten hervorgerufen. Kochs (Beiträge zur Einwirkung der Schildläuse auf das Pflanzengewebe. Jahrb.

Zwingende Beweise dafür, daß in allen diesen Fällen keine „echte“ Verholzung, sondern eine durch Wundgummiimprägnation vorgetäuschte vorliege, lassen sich zwar nicht erbringen; doch sprechen mancherlei Umstände für die Annahme der letzteren [1]). Zuweilen weicht der histologische Befund sehr auffällig von dem ab, was echt verholzte Gewebe erkennen lassen, z. B. die verstreuten, mit Phlorogluzin-Salzsäure sich rötenden kollenchymähnlichen Zwickel in dem derben Kallusgewebe von *Brassica*-Wurzeln. Offenbar sind solche Veränderungen mit den von Molisch beschriebenen identisch oder ihnen sehr ähnlich; in verletzten Stengeln von *Saccharum officinarum* sah Molisch die Interzellularräume des Parenchyms sich mit Gummi füllen, so daß Kollenchym vorgetäuscht wurde. Molisch stellt die Gummiimprägnierung der Membranen und die Gummifüllung der Interzellularräume auf eine Stufe mit der Gummibildung im Schutzholz [2]).

Bei dem ungleichen mikrochemischen Verhalten, welches die das Lumen der Gefäße usw. erfüllenden Gummimassen gegenüber Phlorogluzin und Salzsäure zeigen (s. o.), wird zu erwarten sein, daß auch das in den Membranen oder auf ihnen deponierte Gummi mikrochemisch sich ungleich verhalten wird. Es wird daher gestattet sein, hier auch auf Veränderungen der Membranen hinzuweisen, die keine Ligninreaktion geben, trotzdem aber vielleicht mit den bisher besprochenen auf gleiche Stufe zu stellen sind. Bei *Lamium orvala* (Achsen) beobachtete ich, daß die durch einen Spalt zwischen Kollenchym und dünnwandigem Parenchym voneinander getrennten Zellen an der dem Lumen des Spaltes zugewandten Seite sich mit einer gelblichen Masse inkrustiert hatten, die weder Holz- noch Korkreaktionen gab. Diese chemischen Veränderungen waren die einzigen, deutlich sichtbaren, welche dieselben erfahren hatten; Wachstum war nicht eingetreten. Ähnliche gummiartige Auflagerungen, welche dasselbe mikrochemische Verhalten zeigten, sind auch an anderen Objekten von mir beobachtet worden.

Gummifluß.

Bei der als Gummifluß oder Gummosis bezeichneten Erscheinung entsteht das Gummi auf Kosten der Membranen, die der Lösung anheimfallen. Schon dieser ontogenetische Unterschied macht es klar, daß Gummifluß und die bisher beschriebenen Vorgänge der Gummibildung wenig miteinander zu tun haben.

Oft und eingehend untersucht worden [3]) ist der Gummifluß der Amygdaleen, besonders der Kirschen und Pfirsichen.

Hamb. wissensch. Anstalten 1900, **17**, 3. Beiheft) beobachtete Verholzung an den von *Asterodiaspis quercicola* (*Coccus quercus*) infizierten Zweigen, auch wenn Zellenwachstum nicht erfolgte; vgl. auch Fig. 125.

1) Vgl. Zach, a. a. O. 1906, und Herse, a. a. O. 1908, 89.

2) Molisch, a. a. O. 1888, 291 ff.

3) Wigand, Über die Desorganisation der Pflanzenzelle usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, **3**, 115); Frank, Über die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime (Jahrb. f. wiss. Bot. 1866/67, **5**, 61, 161). Die Krankh. d. Pflanzen 1895, 2. Aufl., **1**, 51 ff.; Beyerinck u. Rant, Wundreiz, Parasitismus und Gummifluß bei den Amygdaleen (Zentralbl. f. Bakt. 1905, Abt. II, **15**, 366). Sur l'excitation par traumatisme et parasitisme et l'écoulement gommeux chez les amygdalées (Arch. néerland. sc. ex. et nat., sér. II, **11**, 184); Rant, De gummosis der Amygdalaceae. Dissertation, Amsterdam 1906; Beyerinck, Gummosis in de amandel- en perzikamandelvrucht als normaal ontwikkelingsverschijnsel (Kon. Akad. Wet. Amsterdam. Natuurkde. 1914, **23**, 531; vgl. Bot. Zentralbl. 1915, **128**, 692); Mikosch, Untersuchungen über

Die Zellen- und Gewebeverflüssigung kann in den verschiedensten Geweben einsetzen — im Holz und in der Rinde, im Phellogen des Stammes, in Blättern, in Früchten und Samen.

Überall ist der Vorgang der, daß Gefäße, Holz- oder Bastfasern oder andere Zellenarten verflüssigt und durch umfangreiche Gummilakunen ersetzt werden. Die jüngsten Schichten des Holzes sind die Prädilektionsstelle für die Gummilückenbildung (Fig. 71). Die den Hohlraum auskleiden-

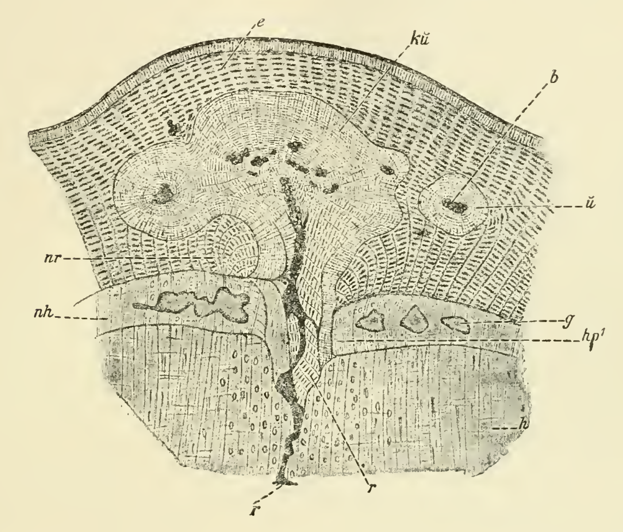


Fig. 71.
Entstehung von Gummiherden. Teil des Querschnitts durch einen Kirschzweig. *r* Rißwunde, *e* alte Rinde, *h* altes Holz, *nr* frischer Rindenzuwachs, *nh* frischer Holzzuwachs mit *g* Gummilakunen, *b* Bastfaserbündel, *ü* und *kü* Wundkorkmassen, die sich um tote Zellengruppen gebildet haben. Nach SORAUER.

den lebenden Zellen können in diesen vorwachsen, kallusartige Zellenfäden liefern und schließlich ebenfalls der Verflüssigung anheimfallen. Brechen

die Entstehung des Kirschgummis (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1906, **115**, 911); RUHLAND, Über Arabinbildung durch Bakterien und deren Beziehung zum Gummi der Amygdaleen (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 393). Zur Physiologie der Gummibildung bei den Amygdaleen (ibid. 1907, **25**, 302); SORAUER, Handb. d. Pflanzenkrankh. 1909, 3. Aufl., **1**, 693 ff.; Untersuchungen über Gummifluß nach Frostwirkungen bei Kirschbäumen (Landwirtsch. Jahrb. 1910, **39**, 259); GRÜSS u. SORAUER, Studien über die Gummosis (Notizbl. bot. Garten Berlin 1910, **5**, 188); LINSBAUER, Über den Gummifluß bei Steinobstbäumen (Verh. österr. Obstbau- u. Pomol.-Ges. 1911); BUTLER 1911, s. u. p. 120 Anm. 2. Vgl. ferner die Literaturangaben bei TSCHIRCH, Handb. d. Pharmakognosie 1911, **2**, 416; SMITH, G., The bacterial origin of the gums of arabin group (Proc. Linn. soc. New South Wales 1902—1904); GRÜSS, Über Lösung und Bildung der aus Hemizellulosen bestehenden Zellwände und ihre Beziehung zur Gummosis (Bibl. bot. 1896, **39**); Über das Verhalten von Zytase und Zytokoagulase bei der Gummibildung (Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, **47**, 393).

die Gummilakunen auf, so lassen sie ihren Inhalt als gelbe oder braune Tröpfchen austreten oder als dicke schwere Massen abfließen.

Hinsichtlich ihrer Lösungsverhältnisse stimmen die Produkte der Gummosen mit dem echten Gummi überein. Kirschgummi quillt in Wasser stark auf und ist in Wasser unvollkommen löslich; vollkommen löst es sich bei 40—50° in schwach mit H_2SO_4 angesäuertem Wasser, sowie in Natronlauge. Kirschgummi besteht aus 52% Arabin und 35% Zerasin.

Daß wir die Erscheinungen des Gummiflusses bei der Behandlung der Wundgewebe zur Sprache bringen, rechtfertigt sich durch die Beziehungen zwischen Wundreiz und Gummosis. Daß Verwundung Gummifluß herbeiführt, kann nicht bezweifelt werden; Astwunden und Verletzungen anderer Art sind die für Gummifluß bevorzugten Stellen. Überdies scheint das nach Verwundung gebildete parenchymreiche Holz leichter der Gummosis anheimzufallen, als normal entwickeltes hartes Holz (Fig. 71). Beyerinck macht darauf aufmerksam[1]), daß auch ohne äußere Eingriffe nach Bildung „physiologischer" Wunden — Zerreißungen im Gewebeverband — Gummibildung eintritt. Ob die Entstehung des Gummiflusses durchaus an Verwundung und an die nach Trauma gebildeten, wenig resistenten Gewebe gebunden ist, bedarf der näheren Prüfung.

Auch über die pathologischen Stoffwechselvorgänge, welche zum Gummifluß führen, sind die Akten wohl noch nicht geschlossen. Beyerinck und Rant glauben die eigentlich wirksamen Faktoren in den aus toten Zellgruppen stammenden zellwandlösenden Fermenten finden zu sollen, Ruhland, der dieser Vermutung entgegentritt, legt Wert auf den von ihm erbrachten Nachweis mehrkerniger Zellen in den Gummilakunen und glaubt, daß das zur Querwandbildung bestimmte, aber nicht zu dieser verwendete Kohlehydratmaterial durch Oxydation zu Gummi wird — mehrkernige Zellen sind freilich auch bei pathologischen Geweben anderer Art eine weit verbreitete Erscheinung, und ihr Auftreten hat im allgemeinen wohl keinen abnormen Kohlehydratüberschuß zur Folge —; die Bedeutung des Wundreizes findet Ruhland darin, daß durch die Wunde der für diesen Prozeß notwendige Sauerstoff ins Innere der Gewebe gelangt.

Gummiflußerscheinungen, die in den wesentlichen Zügen ihrer Entwicklungsgeschichte mit der Amygdaleengummosis übereinstimmen, sind noch für die Vertreter zahlreicher anderer Pflanzenfamilien bekannt.

Über den Gummifluß der Rutazeen hat Butler neuerdings Untersuchungen angestellt, welche die Übereinstimmung im Verhalten von *Prunus* und *Citrus* ergaben[2]); die Beziehungen zwischen Wundreiz und Gummifluß sind deutlich.

Unter den Leguminosen beanspruchen diejenigen *Acacia*-Arten besonderes Interesse, welche bei der Gummosis ihrer Rinde das Gummi arabicum des Handels liefern (*Acacia Verek* u. a.). Welcher Art die Wunden sind, welche das Gummi entstehen und ausfließen lassen, scheint noch unklar zu sein. Martin spricht von der Wirkung phanerogamer Parasiten (*Loranthus senegalensis*), Busse von Ameisen[3]).

---

1) Beyerinck 1914, a. a. O.

2) Butler, A study on gumosis of *Prunus* and *Citrus*, with observations on squamosis and exanthema of the *Citrus* (Ann. of bot. 1911, **25**, 107); vgl. auch Sorauer, a. a. O. 1909, 701 ff., wo die ältere Literatur sich zitiert findet.

3) Vgl. Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreichs, 2. Aufl., 1900, **1**.

Das Tragant kommt durch Verschleimung der Membranen im Mark- und Markstrahlgewebe zahlreicher *Astragalus*-Arten (*A. gummifer*, *A. microcephalus* usw.) zustande. Doch können auch in Holz und Rinde Verflüssigungsherde entstehen [1]).

Von Bromeliazeen stammt das Chagualgummi; seine Entstehung hat unlängst BORESCH an *Guzmannia Zahnii*, *Pitcairnia Roezlii* u. a. untersucht [2]); die Gummilakunen können durch thyllenartig wachsende Nachbarzellen sich wieder füllen. Die schleimerfüllten Raphidenzellen können zum Ausgangspunkt der Verflüssigung gemacht werden.

Eine den Gummiflußkrankheiten nahestehende Erscheinung ist allem Anschein nach die von SORAUER beobachtete „Schleimkrankheit" der *Cyathea medullaris*. Das Grundgewebe der Wedelbasen liefert einen rahmgelben Schleim, der mit Salzsäure sich rot färbt und durch Verflüssigung umfangreicher Zellenmassen zustande kommt [3]). Über die Ätiologie ist nichts bekannt.

Verflüssigungen im Perikarp von *Theobroma cacao* beschreibt WENT [4]).

Über einige andere Verflüssigungskrankheiten (Gummosis der Feigen, des Ölbaums, Mannafluß [5]) u. a.) gibt SORAUERS Handbuch Aufschluß [6]).

Harzfluß und Balsamfluß.

Ätiologisch wie histogenetisch stimmt der Gummifluß mit dem Harzfluß (Resinose) durchaus überein. Harzfluß als pathologisches Phänomen ist nicht der Ausfluß des in den normalen, durch Verwundung geöffneten Gängen enthaltenen Harzmateriales, sondern eine erst längere Zeit — bei den Koniferen im Hochsommer 3—4 Wochen — nach der Verwundung einsetzende, sehr reichliche und lange währende Abgabe von Harz, das aus abnormen, unter dem Einfluß des Wundreizes neugebildeten Harzgängen stammt.

In den nach der Verwundung entstehenden Holzzonen sind, wie wir bereits hörten, Harzgänge reichlich anzutreffen, ja selbst Koniferenarten, welche normalerweise in ihrem Holz keine Harzgänge entwickeln, können durch Trauma zur Bildung der letzteren angeregt werden. Die abnormen Harzgänge entstehen, wie TSCHIRCH [7]) gezeigt hat, schizogen, erweitern sich dann aber durch Lösung der benachbarten Zellen. In Fig. 72 sind die Harzlücken und Harzmassen schwarz eingetragen; die Abbildung läßt deutlich erkennen, daß mit der Entfernung von der Wunde die abnorme Harzgangbildung abnimmt. Schon MÄULE, der die abnormen Harzgänge

1) Vgl. TSCHIRCH, a. a. O. 1911', 395 ff.; dort auch Mitteilungen über die Gummosis von *Bombax* u. a.: ferner LUTZ, S. le mode de formation de la gomme adragante (C. R. Acad. Sc. Paris 1910, **150**, 1184).

2) BORESCH, Über Gummifluß bei Bromeliazeen nebst Beiträgen zu ihrer Anatomie (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1908, Abt. I, **117**, 1033); WIESNER, a. a. O. 1900, 121.

3) SORAUER, Über die Schleimkrankheit von *Cyathea medullaris* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1912, **30**, 42).

4) WENT, Krulloten en versteende vruchten van de Cacao in Suriname (Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam 1904, sectie II, **10**, Nr. 3.)

5) Über diesen vgl. TSCHIRCH a. a. O., 103 ff.

6) SORAUER, a. a. O. 1909, 702 ff.

7) TSCHIRCH, Über den sogenannten Harzfluß (Flora 1904, **93**, 179; dort weitere Literatur); FABER, F., Experimentaluntersuchungen über die Entstehung des Harzflusses bei Abietineen. Dissertation, Bern 1901.

im Wundholz der *Abies cephalonica* untersuchte, deren Normalholz frei von Harzgängen ist, fiel es auf, daß die abnormen Gänge nicht von Epithelzellen ausgekleidet waren, und daß ihr Verlauf häufig durch mehrere Zellen breite Brücken aus parenchymatischen Elementen unterbrochen wurde, „so daß man keinen eigentlichen Harzgang, sondern eine

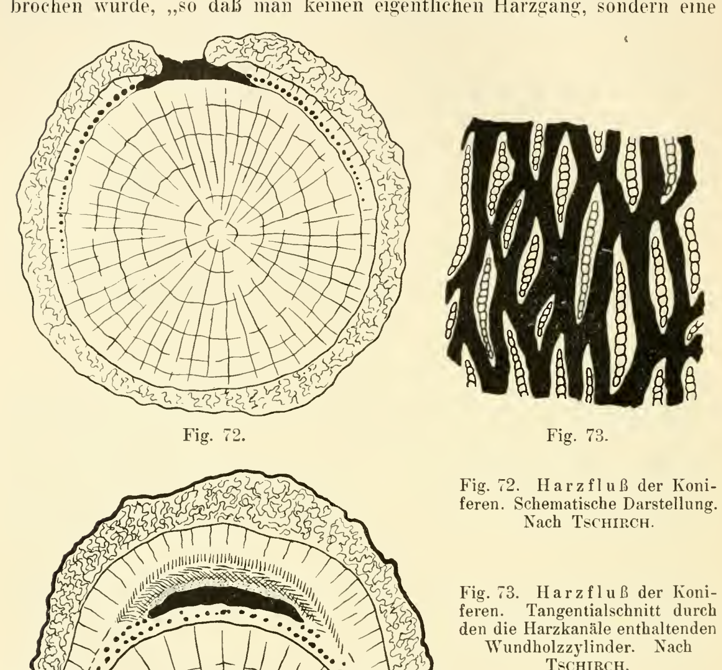


Fig. 72.

Fig. 73.

Fig. 74.

Fig. 72. Harzfluß der Koniferen. Schematische Darstellung. Nach TSCHIRCH.

Fig. 73. Harzfluß der Koniferen. Tangentialschnitt durch den die Harzkanäle enthaltenden Wundholzzylinder. Nach TSCHIRCH.

Fig. 74. Harzgalle einer Konifere. Schematische Darstellung. Nach TSCHIRCH.

kontinuierliche Reihe von Harzbehältern vor sich hatte, deren Länge die Breite drei- bis viermal übertraf“[1]). In den von TSCHIRCH studierten Fällen bilden die abnormen Harzgänge ein reichverzweigtes Netz in der Zylinderschicht des parenchymatischen oder parenchymreichen Wundholzes

1) MÄULE, a. a. O. 1895, 18, 19. Vgl. ferner KIRSCH, The origin and development of resin canals in the Coniferae etc. (Proc. Transact. Roy. Soc. Canada 1911, ser. III, **5**, 43); über analoge Vorgänge der Harzbildung im Wundholz fossiler Bäume siehe CONWENTZ, a. a. O. (s. o. p. 82, Anm. 4) und JEFFREY, The wound reaction of *Brachyphyllum* (Ann. of bot. 1906, **20**, 383); über den Einfluß der Entlaubung auf die Bildung abnormer Harzgänge HARPER, A. G., Defoliation: its effects upon the growth and struct. of the wood of *Larix* (Ann. of bot. 1913, **27**, 621).

(Fig. 73). In der Rinde treten derartige abnorme Gangbildungen und Gewebelösungen niemals auf.

Harzgallen sind gleichsam Inseln von Wundholzparenchym, die nach Verletzung des Kambiums der Koniferen entstanden sind und nach Überwallung — ich folge TSCHIRCHS Schilderung[1]) — von normalem Xylem allseits umschlossen werden; diese „eingekapselten" Wundholzmassen „verharzen" auf rein lysigenem Wege; die Harzgalle enthält schließlich einen ansehnlich großen Harzklumpen[2]).

Genau ebenso wie beim Harzfluß der Koniferen liegen die Dinge beim Harz- oder Balsamfluß vieler Laubbäume. MÖLLER[3]) hat festgestellt, daß auch bei *Liquidambar* die neu gebildeten Holzschichten es sind, in welchen nach Verwundung zunächst interzellulare, später durch Zellenlösung sich vergrößernde Balsamgänge entstehen; auch das Markstrahlgewebe kann an der Balsambildung teilnehmen, und TSCHIRCH[4]) hat für eine große Anzahl anderer Laubbäume dasselbe feststellen können. Bei *Styrax benzoin* ist der Balsam ein durchaus pathologisches Produkt, da es nach TSCHIRCH in unverletzten Zweigen überhaupt nicht gebildet wird; *Toluifera Pereirae* und *T. balsamum* bilden normalerweise nur in der primären Rinde kleine schizogene Sekretbehälter, die meist schon früh durch Borkebildung verloren gehen.

6. Regeneration.

Durch Verwundungen wird entweder den Pflanzen ein — wenn auch noch so kleines — Stück ihres Körpers genommen oder in die Kontinuität ihres lebendigen Körpers eine Lücke geschlagen. Jede Schnitt- oder Stichwunde, auch wenn sie noch so klein ist und von so feinen Instrumenten beigebracht wird, wie es die Stechborsten oder Rüssel vieler phytophager Insekten sind, ist ausreichend, um eine ansehnliche Zahl von Zellen zu zerstören; die Menge dessen, was bei der Verwundung verloren geht, kann andererseits das Vielfache von dem betragen, was als lebendiger reaktionsfähiger Rest von dem Gesamtkörper unzerstört bleibt, wie jeder Baumstumpf lehrt. Ein Schnitt, der quer durch Achsen oder Wurzeln geführt wird, oder der Riß, der eine Blattspreite zerfetzt, zerstört aber nicht nur eine mehr oder minder

1) TSCHIRCH und NOTTBERG, Experimentaluntersuchungen über die Bildung der Harzgallen und verwandter Gebilde bei unseren Abietineen (Arch. d. Pharm. 1897, 256; NOTTBERG, Dissertation, Bern 1897 in Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1897, **7**); TSCHIRCH, a. a. O. 1904; LINDINGER, Harzgallen an *Pinus Banksiana* (Naturwiss. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtsch. 1906, **4**, 168).

2) Der Terminus Harzgalle ist insofern kein glücklicher, als eine durch Parasiten angeregte echte Gallen- oder Zezidienbildung (s. u.) bei den hier besprochenen Beulen nicht vorliegt, sondern lediglich die Reaktion der Pflanze auf einen Wundreiz. Bei den „Harzgallen", welche ein Mikrolepidopteron (*Evetria resinella*) an *Pinus* erzeugt, handelt es sich um eine echte Gallenbildung: der infizierte Zweig wird durch einen Parasiten zu abnormem Wachstum angeregt; auffallend werden die Gebilde durch die lokale Anhäufung von Harz, das über mandelgroße Knollen an den Zweigen bildet. Ähnliche abnorme Sekretanhäufungen entstehen an lackliefernden Pflanzen, deren Sekrete die jungen Individuen von *Coccus laccae* umfließen („Lackgallen").

3) MÖLLER, Über *Liquidambar* und *Storax* (Zeitschr. d. allg. Österr. Apotheker-Ver. 1896)

4) TSCHIRCH, a. a. O. 1904; SVENDSEN, C. J., Über den Harzfluß bei den Dikotylen, speziell bei *Styrax*, *Canarium*, *Shorea*, *Toluifera* und *Liquidambar*, Dissertation. Bern 1905.

große Zahl lebender Zellindividuen, sondern mit diesen auch die Kontinuität der lebenden Anteile des verletzten Organes und unterbricht vor allem die Leitungsbahnen, welche die nunmehr getrennten Teile früher miteinander verbanden. Verläuft die Wunde parallel zur Oberfläche, so werden die Epidermis vom Grundgewebe oder die Schichten der letzteren voneinander getrennt werden. Derartige Zerstörungen der Kontinuität können aber auch zustandekommen, ohne daß irgendwelche Zellen den Tod erleiden müßten und für den Gesamtorganismus verloren gingen. Die Plasmodesmen freilich, welche alle lebenden Zellen des Pflanzenkörpers — wie wir annehmen dürfen — miteinander verbinden, werden auch bei Wunden dieser Art zerstört. —

Alle diejenigen Vorgänge, welche die hier genannten Wirkungen der Verwundung wieder mehr oder minder vollkommen beseitigen, durch welche also die zerstörten Anteile des verwundeten Organes oder Organteiles wieder neu geschaffen werden, oder durch welche die unterbrochene Kontinuität wieder hergestellt wird, wollen wir als Regenerationsvorgänge bezeichnen.

Restitution ist diejenige Form der Regeneration, welche die Wirkungen des Traumas völlig aufhebt und den verletzten Organismus in allen Beziehungen zu dem Status quo ante zurückbringt: durch sie wird der verwundete Organismus wieder ad integrum restituiert. Beispiele für sie sind selten; in der Mehrzahl der Fälle handelt es sich um Neubildungsvorgänge bzw. um Verheilungsprozesse, deren Produkte den durch das Trauma genommenen oder zerstörten Anteilen physiologisch wohl gleichwertig, aber formal doch nur ähnlich sind; die Spuren der Verwundung werden daher nicht getilgt und bleiben namentlich im Gewebebau des verletzten Individuums zeitlebens kenntlich.

Sowohl die Zelle kann nach traumatischen Störungen Regeneration und Restitution erfahren als auch die Gewebe.

A. Regeneration der Zelle.

Es ergibt sich ohne weiteres aus der Lage der Membran, des äußersten Teiles der typischen Pflanzenzelle, daß sie mechanischen Schädigungen (Störungen ihrer Kontinuität, Loslösung vom plasmatischen Inhalt der Zellen) am meisten ausgesetzt ist, und daß mit jedem traumatischen Substanzverlust des Zellenleibes eine traumatische Schädigung der Zellhaut sich verbinden muß.

Regeneration und Restitution der Membran ist bei Zellen der verschiedensten Art leicht zu beobachten: einerseits lassen sich experimentelle Eingriffe in die Kontinuität der Zellhaut und in ihre Verbindung mit dem Plasma meist leicht ausführen; andererseits läßt sich an vielen Versuchsobjekten etwaige Membranneubildung mühelos nachweisen. Wir sind daher über die Vorgänge der regenerativen Membranneubildung relativ gut unterrichtet.

Offenbar sind hierbei Schädigungen verschiedener Art zu berücksichtigen: entweder wir tragen von den Häuten einen Teil ihrer Schichten ab, ohne den Protoplasten selbst zu treffen, oder wir legen den Protoplasten bloß, indem wir durch Stich- und Schnittwunden die Kontinuität der Zellulosehülle zerstören oder durch Plasmolyse den Plasmaleib von seiner Membran stellenweise oder allseits loslösen.

Nur bei besonders starken Zellhäuten wird es — aus technischen Gründen — möglich sein, Schädigungen der erstgenannten Art auf die Zellen einwirken zu lassen. Daß in der Tat die abgetragenen Schichten ersetzt werden können, hat TITTMANN[1]) an *Agave americana*, *Aloë ligulata* und *A. sulcata* nachgewiesen: die Kutikula ist an den Blättern dieser Gewächse bekanntlich sehr stark entwickelt und läßt sich ohne ersichtliche Schädigung des Protoplasten entfernen. Im feuchten Raume fällt die neu gebildete Kutikula schwächer aus als unter normalen Verhältnissen. — Eine Regeneration des Wachsüberzuges beobachtete TITTMANN bei *Ricinus communis*, *Rubus biflorus* und *Macleya cordata*. Verschiedenen *Sedum*- und *Echeveria*-Arten fehlt die Befähigung zur Wachsregeneration.

Werden durch die Verwundung Zellenteile bloßgelegt, welche vorher nicht von der Außenwelt berührt wurden, so kann an den entblößten Flächen Neubildung derjenigen Schichten erfolgen, die an den normalen freien Außenflächen der Zellen gefunden werden. Solches beobachtete TITTMANN an zerstückten Fäden von *Cladophora glomerata*, die an den bloßgelegten Querwänden ihre „Mukosa" (CZAPEK) neu bilden. Beobachtungen über die Veränderungen der Haarstummel höherer Pflanzen hat BURCKHARDT angestellt[2]).

Sehr viel größere Bedeutung kommt den Fällen zu, in welchen der Protoplast auf die eine oder andere Weise allseits oder stellenweise bloßgelegt wird: die Wirkung von Schädigungen dieser Art läßt sich an allen Zellenformen und allen Pflanzen im Experiment stets mühelos studieren. Besonders geeignete Objekte sind die großzelligen Siphoneen, doch wird sich zeigen, daß aus allen Hauptgruppen des Pflanzenreichs Gewächse bekannt sind, an deren Zellen sich nach Bloßlegung des Protoplasten Restitutionsvorgänge abspielen, und sich Membranneubildung beobachten läßt; allerdings ist — wie es scheint — bei den niederen Pflanzen die Befähigung zur Membranrestitution sehr viel besser entwickelt, als bei den Vertretern der höheren Klassen.

Dem Experiment, das uns über das Verhalten der Zellen nach Bloßlegung des Protoplasten Aufschluß geben soll, wird dann seine eleganteste Form gegeben sein, wenn es gelingt, den Plasmaleib ganz oder stellenweise von der zugehörigen Membran zu trennen und gleichzeitig ihn selbst unverstümmelt zu lassen. Das gelingt vortrefflich auf dem Wege der Plasmolyse.

KLEBS[3]) hat gezeigt, daß man die Protoplasten durch plasmolytische Trennung von ihrer Zellhaut zur Bildung neuer Membranen veranlassen kann. Vertreter der verschiedensten Pflanzengruppen — Algen (*Vaucheria*, *Zygnema*, *Mesocarpus*, *Spirogyra*, *Oedogonium*, *Conferva*, *Chaetophora*, *Stigeoclonium*, *Cladophora*), Moose (*Funaria*-Blätter), Farne (Prothallien von *Gymnogramme*) und monokotyle Gewächse (Blätter von *Helodea canadensis*) — gaben dabei im wesentlichen übereinstimmende Resultate; allerdings beanspruchte bei verschiedenen Objekten die Bildung

1) TITTMANN, Beobachtungen über Bildung und Regeneration des Periderms, der Epidermis, des Wachsüberzuges und der Kutikula einiger Gewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, **30**, 116).

2) BURCKHARDT, W., Die Lebensdauer der Pflanzenhaare, ein Beitrag zur Biologie dieser Organe. Dissertation, Leipzig 1913.

3) KLEBS, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle (Untersuch. d. Bot. Inst. Tübingen 1888, **2**, 489).

der neuen Haut verschieden lange Zeit: *Vaucheria* bildete in 10%iger Glukose die neue Zellhaut bisweilen schon innerhalb der ersten Stunde, *Conferva* und Zellen von Prothallien bildeten sie nach 1—2 Tagen, *Zygnema* brauchte 3—4 Tage, Zellen von *Funaria* und *Helodea* 8—10 Tage und darüber. Andererseits gelang es nicht, durch Plasmolyse mit Zuckerlösungen die Zellen von Desmidiazeen (*Desmidium*, *Euastrum*, *Cosmarium*, *Penium*, *Pleurotaenium*, *Closterium*, *Tetmemorus*) und Diatomeen (*Melosira*) zur Bildung neuer Membranen anzuregen. Ebenso resultatlos fielen die Versuche mit manchen Prothallien (*Blechnum*, *Ceratopteris*), mit *Lemna* und *Vallisneria*, sowie mit Dikotyledonen (*Symphoricarpus*) aus. Was die letzteren anbetrifft, so ist wohl der negative Ausfall der Experimente nur in der von KLEBS gewählten Art der Versuchsanstellung oder in der Spezifität seines Versuchsobjektes zu suchen; jedenfalls ist die von KLEBS ausgesprochene Vermutung, daß den Dikotyledonen allgemein die Fähigkeit, neue Membranen zu bilden, abgehe, in dieser allgemeinen Fassung nicht zutreffend. Das Plasma von Wurzelhaaren der Dikotyledonen bildet nach Einwirkung der Plasmolyse neue Membranen; dasselbe gilt für das Plasma der Pollenschläuche[1]); weiterhin konnte TOWNSEND an plasmolysierten Siebröhren von *Bryonia* und *Cucurbita* neue Membranen entstehen sehen[2]). Membranbildung an plasmolysierten Brennhaaren von *Urtica* beobachtete PALLA[3]), auf dessen Befunde später noch zurückzukommen sein wird, und namentlich werden von MANN zahlreiche Dikotyledonen angeführt (*Sedum*, *Caltha*, *Primula*, *Jussiaea* u. a.), die zur Bildung von Restitutionsmembranen befähigt sind[4]).

Je nach dem osmotischen Druck der einwirkenden Lösung erreicht bekanntlich die Plasmolyse einen verschiedenen Grad: entweder es löst sich der Plasmaschlauch nur stellenweise von seiner Membran ab, oder er schrumpft zu einer Kugel zusammen, die allseits sich von der Haut getrennt hat; im ersten Falle entsteht nur eine neue Membrankappe, die sich rings an die mit dem Plasma in Kontakt gebliebene alte Haut ansetzt, im zweiten Fall eine komplette Umhüllung für die Plasmakugel.

---

1) Vgl. PALLA, Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkerns beraubtem Protoplasma (Flora 1890, **73**, 314); ACQUA, Contribuzione alla conosc. d. cellula veget. (Malpighia 1891, **5**, 3). — „Normaler“weise spielt sich derselbe Vorgang der Kappenbildung in den Wurzelhaaren der javanischen Farne *Drymoglossum nummularifolium* und *D. piloselloides* ab (nach HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie 1904, 4. Aufl., 205): „Bei länger andauerndem Wassermangel zieht sich nämlich das Plasma des vertrocknenden Wurzelhaares samt dem Zellkern in den Basalteil des Haares zurück, über welchem sich eine mehr oder minder regelmäßige Einschnürung des Haarkörpers bemerklich macht. An dieser Stelle wird dann eine Membrankappe gebildet, welche den nunmehr eingekapselten Protoplasten des Haares von dem vertrockneten Teile abgrenzt. Letzterer löst sich dann ab, und die so entstandene Wurzelhaaranlage harrt nur des belebenden Wassertropfens, um alsbald zu einem neuen Haar auszuwachsen.“ — Die Frage, ob nicht auch die Kappenbildungen in Bastfasern (KRABBE, Beitrag zur Kenntnis der Struktur und des Wachstums vegetabilischer Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot. 1887, **18**, 346) den oben erwähnten abnormen Bildungen im wesentlichen gleichzustellen sind, hat REINHARDT bereits aufgeworfen (Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran. Festschr. f. SCHWENDENER 1899, 425).

2) TOWNSEND, Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut (Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, **30**, 484).

3) PALLA, Über Zellhautbildung kernloser Plasmateile (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 408).

4) MANN, Untersuchungen über Zellhautbildung um plasmolysierte Protoplasten. Borna-Leipzig 1906.

Dafür, daß, wie nach Plasmolyse, auch nach Verletzung der Zellen, d. h. nach gewaltsamer Abtragung von Membranstücken, die mit gleichzeitigem Verlust von lebendiger Zellsubstanz verbunden ist, eine Neubildung der Membran eintritt, lassen sich weniger Beispiele anführen, als für den ersten Fall.

An erster Stelle sind die oft untersuchten[1]) Siphoneen zu nennen, die zum Teil schon in der kürzesten Zeit ihre Wunden durch Membran-



Fig. 75. Restitution der Zelle. Verstümmeltes Haar von *Urtica dioica* mit regenerierter Spitze.

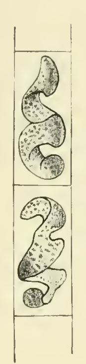


Fig. 76. Restitutionswachstum. Die plasmolysierten Zellen eines *Zygnema*-Fadens sind zu spiralig gewundenen Körpern ausgewachsen. Nach KLEBS.

neubildung zu heilen vermögen. Alle bisher geprüften Siphoneen (*Anadyomene, Botrydium, Bryopsis, Caulerpa, Codium, Derbesia, Halimeda, Udotea, Valonia, Vaucheria*) sind ausnahmslos der Membranneubildung fähig. Wie die Siphoneen, verhalten sich auch die ihnen ähnlichen Phykomyzeten,

1) Aus der reichhaltigen Literatur seien folgende Arbeiten genannt: HANSTEIN, Über die Lebensfähigkeit der *Vaucheria*-Zelle (Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. Bonn 1872); HANSTEIN, Reproduktion und Reduktion von *Vaucheria*-Zellen (HANSTEINS Bot. Abhandl. 1880, **4**, 45); SCHMITZ, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonokladiazeen (Festschr. d. naturforsch. Ges. Halle 1879, 275); NOLL, Über den Einfluß der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen (Arb. d. bot. Inst. Würzburg 1888, **3**, 466); WAKKER, Die Neubildungen an abgeschnittenen Blättern von *Caulerpa prolifera* (Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, **3**, 2, 251); KLEMM, Über die Regenerationsvorgänge bei den Siphonazeen (Flora 1894, **78**, 19); KLEMM, Über *Caulerpa prolifera* (Flora 1893, **77**, 460); KÜSTER, Über Vernarbungs- und Proliferationserscheinungen bei Meeresalgen (Flora 1899, **86**, 143); WINKLER, Über Polarität, Regeneration und Heteromorphose bei *Bryopsis* (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1900, **35**, 449); PROWAZEK, Beiträge zur Protoplasmaphysiologie (Biol. Zentralbl. 1901, **21**, 87); JANSE, Polarität und Organbildung bei *Caulerpa prolifera* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, **42**, 392); MIRANDE, Recherches sur la composition chimique de la membrane et le morcellement du thalle chez les Siphonales (Ann. sc. nat. bot. 1913, sér. IX, **18**, 147).

die bei der Bildung von Vernarbungsmembranen noch durch die geringe Lumenweite ihrer Myzelschläuche unterstützt werden[1]).

Bei den höheren Pflanzen fehlt, soweit bis jetzt bekannt, verletzten Zellen die Fähigkeit zur Restitution fast immer. Gleichviel ob die Folgen des Plasmaverlustes die Hauptrolle spielen, und dieser von den relativ kleinen Zellen nicht ertragen werden kann, oder ob die Berührung des bloßgelegten Plasmas mit der Außenwelt zerstörend wirkt, oder ob andere Faktoren den Ausschlag geben, jedenfalls gehen fast immer die verletzten Zellen zugrunde, ohne ihre Membranen ausgeheilt zu haben. Nur wenige Ausnahmen sind bis jetzt bekannt.

Bricht man an den Brennhaaren von *Urtica dioica* den oberen Teil ab — gleichviel ob nur das Köpfchen oder einen größeren Teil — so bildet zuweilen das Plasma in wechselnder Entfernung von der Bruchfläche eine zarte Vernarbungsmembran aus; in einem Falle sah ich sogar an einem verstümmelten Haar eine neue, sehr zartwandige, nicht völlig regelmäßig ausgebildete Spitze entstehen (vgl. Fig. 75). Ähnlich wie die großen Brennhaare der Urtikazeen verhalten sich die der Loasazeen. Vielleicht wird unter geeigneten Verhältnissen auch eine Regeneration des Köpfchens möglich, so daß der restituierte Teil dem eingebüßten kongruent würde, und das nämliche Brennhaar mehr als einmal als Waffe wirksam werden könnte. Daß die Haare von *Urtica urens* ihre Wunden durch Membranen verschließen können, hat übrigens schon KALLEN mitgeteilt[2]).

Als zweites Beispiel sind die Milchröhren zu nennen, die ebenfalls nach Verwundung durch Bildung von Membrankappen ausheilen: TISON beobachtete die letzteren beim Blattfall von *Morus alba* u. a.[3]).

Die Milchröhren ebenso wie die Brennhaare zeigen aufs neue, daß auch die Zellen der Dikotyledonen zur Neubildung von Membranen befähigt sind. —

Einen speziellen Fall, der aber nichts wesentlich Neues bringt, haben wir dann vor uns, wenn es — ähnlich wie oben für plasmolytische Vorgänge zu schildern war — durch Verwundung der Zellen gelingt, den Protoplasten auf allen Seiten bloßzulegen. Aus den großen Zellen der Siphoneen werden bei Verwundung vielfach Protoplasmaballen von wechselnder Größe ausgestoßen, die sich — günstige äußere Bedingungen vorausgesetzt — neu umhäuten können[4]).

Weiterhin haben wir die Qualität der Restitutionsmembranen auf ihre Struktur, ihre Wachstumsfähigkeit usw. mit den entsprechenden normalen Zellhäuten zu vergleichen.

Wir finden unter den nach Plasmolyse oder nach Verwundung gebildeten Membranen solche, welche in Struktur und Wachstumsfähigkeit den normalen völlig gleichen, und andere, die irgend welche Abweichungen erkennen lassen. Die Vernarbungsmembran von *Urtica* bleibt im Vergleich mit der normalen Brennhaarmembran sehr zart, noch auffälliger sind die Unterschiede bei manchen Algen, in deren Zellen nach Plasmolyse KLEBS

---

1) Vgl. besonders VAN TIEGHEM, Nouv. rech. s. l. Mucorinées (Ann. sc. nat. bot. 1874, sér. IV, **1**, 19).

2) KALLEN, Das Verhalten des Protoplasmas in dem Gewebe von *Urtica urens* entwicklungsgeschichtlich dargestellt (Flora 1882, **65**, 65).

3) TISON, Rech. s. la chute d. feuilles chez les Dicot. (Thèse, Caen 1900).

4) Vgl. KLEBS u. SCHMITZ, a. a. O.; ferner HABERLANDT, Über die Lage des Kerns in sich entwickelnden Pflanzenzellen (Ber. d. D. bot. Ges. 1887, **5**, 211) u. a.

weiche, schwach lichtbrechende, anscheinend sehr wasserreiche Membranen entstehen sah (*Spirogyra*, *Mesocarpus*). Vermutlich ist hierbei die Wirkung des fremden, die Zelle umgebenden Mediums (10—15 %ige Zuckerlösung), in welchem KLEBS seine Zellen kultivierte, von Bedeutung.

Es ist zu beachten, daß nicht in allen Fällen die neu gebildeten Membranen wachstumsfähig sind. Während bei vielen Siphoneen die Vernarbungsmembranen oft bald nach ihrer Bildung nachweislich ein ergiebiges Flächenwachstum erfahren, bleibt bei den nach Plasmolyse gebildeten Membranen anderer Objekte das Wachstum regelmäßig aus, z. B. in den Zellen von *Helodea* oder *Funaria* (nach KLEBS). Bei den plasmolysierten und neu umhäuteten Zellen von *Oedogonium* tritt zwar kein Wachstum, wohl aber Teilung und Schwärmsporenbildung ein. Wo Wachstum erfolgt, führt dieses in manchen Fällen zur Bildung abnormer Formen; bei *Zygnema* entstehen, wie KLEBS beschreibt, unregelmäßige, spiralig gewundene Gebilde (vgl. Fig. 76). Zu abnormen rhizoidähnlichen Formen sah ich stets das Wachstum der Vernarbungsmembranen von *Anadyomene* (Aquariumkulturen) führen. Zweifellos wird in beiden Fällen die abnorme Betätigung des Wachstums unter geeigneten Kulturbedingungen durch normale Gestaltungsvorgänge sich ersetzen lassen. —

Membranneubildung an denjenigen Stellen, an welchen dem Plasmaleib die ihn berührende Zellhaut genommen worden ist, stellt die vollkommenste Art der Verheilung und Restitution dar, weil durch sie ein dem genommenen oder zerstörten Stück gleich großes aus gleichartigem Material hergestellt wird.

In anderen Fällen erfolgt die Neubekleidung der lebenden Zellinhalte und ein wenigstens provisorischer Wundverschluß durch Degeneration und Verfestigung derjenigen Plasmaanteile, die an der Wundfläche liegen.

Beispiele hierfür liefern zunächst wieder die großzelligen Siphoneen. Sticht man eine turgeszente Zelle von *Valonia utricularis* an, so spritzt ein feiner Strahl hervor. Selbst dann, wenn man durch sanften Druck mit den Fingern das Ausströmen der Flüssigkeit noch unterstützt, findet dieses doch sehr bald ein Ende: an der Stichwunde bildet sich ein gallertiger chlorophyllfreier Plasmapfropf, der die Wunde verschließt. Erst später folgt auf diesen provisorischen Verband die Bildung eines neuen Membranstückes. Bei kräftigen Schläuchen von *Bryopsis* bildet sich nach Verletzung und nachfolgender Ejakulation von Plasmatrümmern usw. ein Pfropf aus einer körnigen Substanz, die ich für desorganisiertes Protoplasma halte [1]). Die Bildung dieser eigenartigen Verschlußmasse läßt sich an verwundeten Schläuchen unter dem Mikroskop verfolgen: die Entstehung der körnigen Masse gewährt dabei einen ähnlichen Anblick wie die Erstarrung eines Wachstropfens. Zuweilen bilden sich in der Verschlußmasse noch Kristalle von ansehnlicher Größe, deren Wachstum sich ebenfalls unter dem Mikroskop gut verfolgen läßt, obschon alle hier geschilderten Vorgänge in dem Bruchteil einer Minute sich abspielen.

Andere Degenerationserscheinungen beschreibt NOLL [2]) für verwundete *Derbesia*-Schläuche; auch in ihnen bilden sich an der Wundstelle

1) KÜSTER, Über *Derbesia* und *Bryopsis* (Ber. d. D. bot. Ges. 1899, **17**, 77).
2) NOLL, a. a. O. 1887.

umfangreiche Plasmapfröpfe, in welche, bevor sie fest werden, das angrenzende lebende Plasma sich hineinbohrt, so daß allerhand labyrinthische Gänge und Membrangebilde in ihm entstehen, „indem sich die Form des vordringenden Protoplasmas durch Membranbildung auf seiner Oberfläche fixiert“. Die Bildung voluminöser Verschlüsse aus totem Protoplasma kombiniert sich also, wie wir sehen, mit der Produktion typischer Restitutionsmembranen [1]).

Den Zellen der höheren Pflanzen kommen ganz ähnliche Fähigkeiten zu, z. B. bei den besonders großen Zellen, welche die Brennhaare von *Urtica* und den Loasazeen darstellen. Auch bei ihnen erfolgt die Bildung oft sehr umfänglicher Pfröpfe, die aus abgestorbenem Plasma bestehen, und die allerhand wechselnde Formen annehmen, namentlich auch streckenweise als voluminöser fester Wandbelag sich entwickeln können, wenn unter der Wundstelle grobschäumiges, d. h. von einer oder mehreren Vakuolen durchsetztes Zytoplasma zu der geschilderten festen Masse erstarrt ist. Auch die labyrinthischen Gänge und die Kombination des Pfropfes mit typischer Restitutionsmembran kehren bei den Brennhaaren wieder [2]).

Auch verwundete Milchröhren sind zur Bildung von Koagulationspfröpfen befähigt. Der Umstand, daß auch sie selbst nach ansehnlichen traumatischen Substanzverlusten nicht zugrunde gehen, sondern verheilen, legt den Gedanken nahe, daß für die Qualifikation zu den geschilderten Verheilungsprozessen die Größe und der Zytoplasmareichtum der Zellen von maßgebender Bedeutung sein möchten. Wie TISON [3]) gezeigt hat, bildet der erstarrte Milchsaft einen provisorischen Verschluß der Röhren, unter diesem bildet sich später eine Vernarbungsmembran — ganz ebenso wie bei Brennhaaren und ähnlichen Objekten. Ungegliederte und gegliederte Milchröhren stimmen in diesem Punkte überein (*Euphorbia*, *Ficus*, *Morus*, *Scorzonera*, *Tragopogon* u. a.); dieselben Vernarbungsvorgänge gehen bei milchsaftführenden Pflanzen dem normalen Blattfall voraus (TISON). —

Über die Niederschlags- und Erstarrungshäutchen, die sich auf der Oberfläche der Protoplasten bei Berührung mit der Außenwelt bilden („Haptogenmembranen“), haben PROWAZEK [4]) und KÜSTER [5]) Untersuchungen angestellt.

Den an verwundeten Zellen wahrnehmbaren Erscheinungen der Regeneration und Membranergänzung einigermaßen vergleichbar sind die Vorgänge der Membranproduktion, durch welche die in lebende Zellen eindringenden Hyphen parasitischer Pilze gleichsam eingekapselt werden. Hyphen von Ustilagineen, die von Zelle zu Zelle im Wirtsgewebe vorwärts wachsen, können auf weite Strecken von Zellulose umscheidet werden [6]);

1) Vgl. auch MIRANDE, a. a. O. 1913.

2) KALLEN, a. a. O.; KÜSTER, G., Das Haarkleid der Loasazeen. Dissertation, Erlangen 1914.

3) Vgl. namentlich TISON, Remarques sur la cicatrisation des tissus sécréteurs dans les blessures des plantes (Bull. soc. Linn. de Normandie 1904, sér. IV, **8**); Rech. sur la chute des feuilles chez l. Dicot. (Mém. soc. Linn. de Normandie 1900, **20**, 121).

4) PROWAZEK, Zur Regeneration der Algen (Biol. Zentralbl. 1907, **27**, 737).

5) KÜSTER, Über Veränderungen der Plasmaoberfläche bei Plasmolyse (Zeitschr. f. Bot. 1910, **2**, 689).

6) FISCHER v. WALDHEIM, Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte der Ustilagineen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1869/70, **7**, 61); v. GUTTENBERG, Beiträge zur

auch die Haustorien der Peronosporazeen können von Membransubstanz umkapselt werden[1]) und ebenso die Myzelknäuel endotropher Mykorrhizen[2]). Daß dasselbe Schicksal auch physiologische Einschlüsse der Zellen erfahren können, lehren die ROSANOFFschen Kristalle und die von BERTHOLD[3]) beobachteten Öltropfen der Aristolochiazeen, Piperazeen und Laurazeen.

Schließlich sind noch die Bedingungen zu erörtern, deren Erfüllung als Voraussetzung der beschriebenen Regenerations- und Restitutionsvorgänge zu betrachten ist.

Untersuchungen an Protozoen haben gelehrt, daß isoliertes Plasma keinen neuen Zellenkern aus sich bilden kann, daß isolierte Kerne ebensowenig Plasma bilden können. Die Regeneration des Plasmas setzt einen Plasmarest voraus, die Regeneration des Kernes ein Kernfragment.

Ferner: Regeneration der Plasmaleiber aus einem Plasmarest kann nur eintreten, wenn mit ihm ein Kern oder Kernfragment verbunden geblieben ist, und umgekehrt kann ein Kernfragment sich nur dann zu einem normalen Kern ergänzen, wenn das Plasma oder ein Plasmarest ihm erhalten blieb. Isolierte Kerne ohne Plasma und ebenso Plasmaballen ohne Kerne sind überhaupt nicht dauernd lebensfähig[4]). Plasma und Zellkerne müssen wenigstens fragmentweise vereinigt bleiben, wenn eine Restitution der Zelle möglich sein soll.

Diese Beziehungen sind zuerst an Protozoen aufgedeckt worden, da ihr großer, leicht zerlegbarer Kern sie zu günstigen Versuchsobjekten macht[5]), sind aber lange Zeit insofern verkannt worden, als die Wirkungen des Kernes, des „arterhaltenden Bestandteiles der Zelle", als A und O aller Regenerationsvorgänge betrachtet und die Bedeutung des Plasmas völlig übersehen wurde[6]).

---

physiol. Anat. der Pilzgallen 1905, 24 (dort weitere Literaturangaben); VOUK, Eine Beobachtung über den Selbstschutz der Pflanzenzelle gegen Pilzinfektion (Glasnik hrv. prirodoslovnog družtva 1913, **25**, 201); NEUWIRTH, Ein endoparasitischer Pilz in den Samenanlagen von *Cycas circinalis* (Österr. bot. Zeitschr. 1914, **64**, 134). — Die von SOLMS-LAUBACH auf Pilzinfektion und die Wirkung eingedrungener Hyphen zurückgeführten seltsamen Zellulosebalken in den Zellen der Knollenrinde von *Balanophora globosa* und *B. elongata* haben nach STRIGL nichts mit Pilzen zu tun (STRIGL, Der anatomische Bau der Knollenrinde von *B.* und seine mutmaßliche funktionelle Bedeutung; Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1907, **116**, Abt. I, 104, 1050).

1) v. GUTTENBERG a. a. O., 1905.

2) Vgl. z. B. MAGNUS, W., Studien an der endotrophen Mykorrhiza von *Neottia nidus avis* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **35**. 205); SHIBATA, Zytol. Studien über die endotr. Mykorrhizen (ibid. 1902, **37**, 643; amyloidähnliche Substanz um die Hyphenknäuel).

3) BERTHOLD, Studien über Protoplasmamechanik 1886, 26.

4) Vgl. VERWORN, Physiologische Bedeutung des Zellkernes (PFLÜGERS Archiv 1891, **51**, 1).

5) Die ersten Untersuchungen stammen von NUSSBAUM (Über spontane und künstliche Teilung. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. Bonn 1884; Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. Arch. f. mikr. Anat. 1886, **26**, 485) und GRUBER (Über künstliche Teilung bei Infusorien I und II. Biol. Zentralbl. 1884, **4**, 717 und 1885, **5**, 137; Beiträge zur Kenntnis der Physiologie und Biologie der Protozoen. Ber. d. Naturforsch. Ges. Freiburg 1886, **1**, 2). Vgl. die Literaturangaben bei KORSCHELT, Regeneration und Transplantation, Jena 1907, 249.

6) Vgl. besonders VERWORN, Allgem. Physiologie 1895, 486 ff. Theoretisches über die Bedeutung des Zellkernes bei LOEB: Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? (Arch. f. Entw.-Mech. 1899, **8**, 689).

Was die für Pflanzenzellen wichtige Membran betrifft, so geht aus dem oben Gesagten bereits hervor, daß sie auch an völlig hautlosen Zellfragmenten regeneriert werden kann, und daß ferner ihre Neubildung vom Plasma ausgeht. Wichtig ist nun, daß bei vegetabilischen Zellen der Einfluß des Zellkernes von größter Bedeutung auch für den Vorgang der Membranneubildung ist. SCHMITZ (a. a. O.) hat zuerst betont, daß isolierte Plasmatrümmer aus Zellen der vielkernigen Siphonokladiazeen nur dann „lebensfähig bleiben und sich zu neuen selbständigen Zellen gestalten", d. h. mit einer neuen Haut versehen können, wenn der losgelöste Plasmaklumpen einen oder mehrere Kerne aus der Mutterzelle mitbekommen hat. Ausführlicher hat KLEBS[1]) die Bedeutung des Kernes behandelt: kernlose Plasmastücke in den plasmolysierten Zellen von *Zygnema*, *Spirogyra* und *Oedogonium* oder von *Funaria* blieben zwar in Rohrzuckerlösung lange am Leben, bildeten bei *Spirogyra* und *Zygnema* auch Stärke in ihren Chromatophoren, aber niemals eine Membran (vgl. Fig. 77*a*). Den Untersuchungen von SCHMITZ und KLEBS schließen sich mit den gleichen Ergebnissen die von HABERLANDT[2]) an.

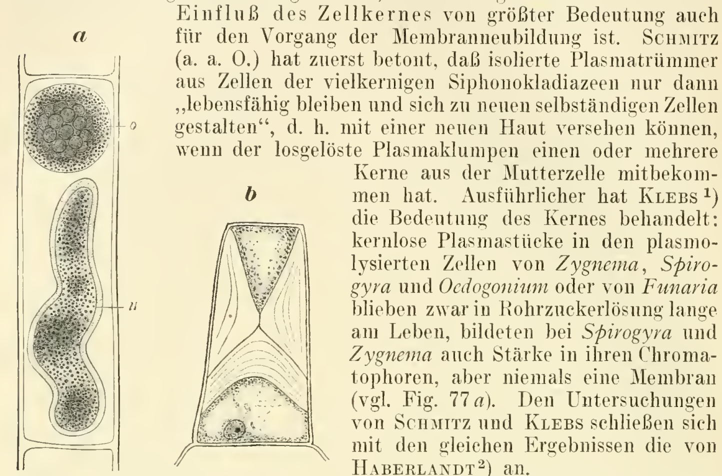


Fig. 77.
Regeneration der Membran. *a* nach Plasmolyse; die Neubildung der Zellhaut erfolgt nur an dem kernhaltigen Plasmastück der Zelle (*n*); das kernfreie (*o*) bleibt nackt (*Zygnema*). Nach KLEBS. *b* desgleichen nach Durchschnürung des Protoplasten durch einen Membranring. Nach HABERLANDT.

Aus seinen Beobachtungen geht hervor, daß auch nach „physiologischer" Verwundung und nach „normaler" Zerstückelung eines einkernigen Plasmaleibes dieselben Unterschiede an den beiden Teilstücken des letzteren wahrzunehmen sind; der Fall tritt bei Zellen ein, die bei Bildung eines ringförmigen Membranwulstes ihr Lumen sanduhrförmig einschnüren und schließlich ihren Inhalt in zwei Stücke zerlegen (Fig. 77 *b*).

Nach PROWAZEK (a. a. O.) regenerieren die Plasmaballen um so schneller, je mehr Kerne sie enthalten[3]). —

Wird der lebendige Inhalt einer Zelle bei der Plasmolyse in zwei noch durch Plasmafäden miteinander verbundene Teilstücke zerlegt, so kann man bei dem weiteren Verhalten der Plasmaballen eine Fernwirkung des Kernes auf den kernlosen Anteil beobachten: auch kernfreie

1) Vgl. KLEBS im Tagebl. der Berliner Naturf.-Vers. 1886, 194; Über den Einfluß des Kernes in der Zelle (Biol. Zentralbl. 1887, **7**, 161); Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle (Ber. d. D. bot. Ges. 1887, **5**, 181); ferner die oben schon zitierte ausführliche Publikation.

2) Außer der bereits zitierten Schrift vgl. HABERLANDT, Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen 1887; Über Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Funktion des Zellkernes (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1889, **98**, Abt. I, 190).

3) GRUBER (a. a. O.) gibt an, daß Stücke von Protozoen um so schneller sich ergänzen, je größer das Kernfragment ist, das sie mitbekommen haben.

Plasmastücke werden zur Membranbildung befähigt, wenn ihnen von kernhaltigen Plasmaportionen durch verbindende Fäden der Einfluß des Kernes übermittelt werden kann (KLEBS). Dabei bedarf es aber einer „lebendigen Kontinuität", Kontakt allein reicht zur Übermittelung des Einflusses nicht aus[1]).

Aus diesen Befunden darf aber nicht gefolgert werden, daß die Gegenwart des Zellkernes unter allen Umständen und jederzeit die conditio sine qua non für die Membranbildung abgibt. Namentlich durch die Versuche PALLAS ist gezeigt worden[2]), daß auch ohne Zellkern eine solche Restitution möglich ist — in Pollenschläuchen (*Galanthus nivalis* u. a.), in Rhizoiden (*Marchantia polymorpha*) und in den Brennhaaren von *Urtica dioica* sah PALLA auch kernlose Protoplasmaportionen sich mit Zellmembranen umhüllen. Diesen Beobachtungen und den zuerst angeführten Erfahrungen über das unterschiedliche Verhalten kernhaltiger und kernloser Plasmastücke trägt PALLA Rechnung mit der Folgerung, daß isolierte Plasmaportionen auch dann, wenn sie kernlos geworden sind, imstande sein werden, eine neue Membran zu bilden, „wenn sie zur Zeit ihrer Isolierung einen zur Membranbildung verwendbaren Stoff als Reservesubstanz enthalten".

Mit PALLAS Beobachtungen stimmen die von ACQUA[3]) überein. STRUMPF äußert die Vermutung, daß das Plasma jugendlicher Zellen auch ohne Kern noch Membranen auszubilden vermag, das der alten hingegen ohne die Mitwirkung des Kernes nicht mehr auskomme[4]).

Auch an tierischen Objekten scheint es Analoga zu der an Pflanzenzellen festgestellten Restitution ohne Zellkern zu geben[5]).

Daß zuweilen außer den allgemeinen Erfordernissen für die Betätigung des Wachstums noch andere Bedingungen erfüllt sein müssen, damit neue Membranen gebildet werden, geht aus KLEBS' Mitteilungen hervor, nach

---

1) TOWNSEND (a. a. O., s. o.) beobachtete Bildung von Restitutionsmembranen an plasmolysierten Siebröhren; da er die Siebröhren für kernlose Gebilde hielt (vgl. SCHMIDT, E. W., Der Kern der Siebröhre, Ber. d. D. bot. Ges. 1913, **31**, 78), schloß er aus seinem Befunde, daß die Plasmadesmen, welche die Siebröhren mit den kernhaltigen Nachbarzellen verbinden, die erforderliche lebendige Kontinuität mit wirksamen Kernen herstellten.

2) PALLA, Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkernes beraubten Protoplasten (Flora 1890, **73**, 314); Über Zellhautbildung kernloser Plasmateile (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 408).

3) ACQUA, Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale (Malpighia 1891, **5**, 1); Sulla formazione della parete e sull' accrescimento in masse di plasma prive di nucleo (Ann. di bot. 1910, **8**, 43).

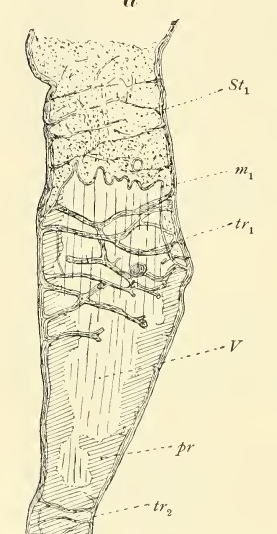
4) STRUMPF, Zur Histologie der Kiefer (Anz. Akad. Wiss. Krakau 1898, 312); vgl. noch GRÜTTNER, Über die Erzeugung von kernlosen Zellen (Dissertation, Erlangen 1897), sowie die zusammenfassende Darstellung KÜSTER, Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie (Progr. rei botan. 1908, **2**, 455, 502 ff.).

5) GRUBER (a. a. O. 13) gibt an, daß an kernlosen Fragmenten von Protozoen infolge einer Nachwirkung des Kernes unvollendete Peristomanlagen sich weiter entwickeln. Nach BALBIANI (Nouv. rech. expér. sur la mérotomie des infus. ciliées Arch. de Microgr. 1891/92, **4**, 369) ist eine Nachwirkung nur insofern nachweisbar, als kernlose Teilstücke von Individuen, die unmittelbar vor ihrer Teilung stehen, sich einschnüren. Zu einer völligen Teilung kommt es aber nicht, vielmehr verschmelzen die beiden Hälften wieder miteinander.

welchen in plasmolysierten Zellen von *Zygnema* die Einwirkung des Lichtes für die Membranneubildung erforderlich ist[1]).

* * *

Die Membranrestitution stellt in vielen Fällen das Ende der durch die Verwundung verursachten Veränderungen lebender, reaktionsfähiger Zellen dar: unter der neugebildeten Membran spielt sich, allem Anschein nach, das Leben ab wie vor dem Trauma. Doch fehlt es nicht an Ausnahmen. Fig. 78 bringt nach MIRANDES Beobachtungen die Verheilung einer dem Thallus von *Caulerpa prolifera* beigebrachten Wunde zur Darstellung[2]): unmittelbar unter der Wundfläche hat sich ein Koagulationspfropf gebildet (Fig. 78 *a*, St_1), unter ihm die Restitutionsmembran (*m*). Weiterhin folgt auf diese eine Strecke, an welcher der Zellinhalt allerlei Anzeichen der Degeneration erkennen läßt, die Membran samt Zellulosebälkchen (tr_1) gequollen sind u. a. m.; erst bei tr_2 ist das Aussehen der Zelle ein normales. Die bei *m* vollzogene Wundheilung ist



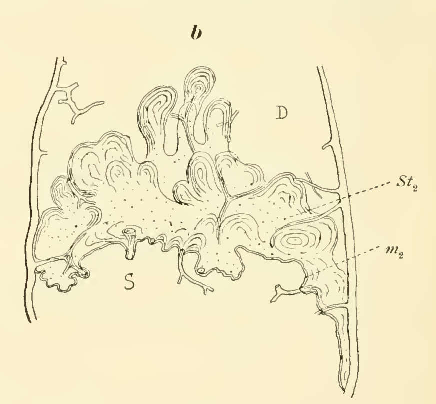


Fig. 78.
Fraktionierte Wundheilung mit wiederholter Membranneubildung bei *Caulerpa prolifera*. *a* Bildung der ersten Restitutionsmembran (m_1) unter dem Koagulationspfropf (St_1); *pr* Protoplasma, *V* Vakuole, tr_1 gequollene Zellulosebälkchen, tr_2 normale Zellulosebälkchen. — *b* Bildung der zweiten Restitutionsmembran (m_2); St_2 das erhärtende degenerierte Protoplasma über ihr; *S* der gesunde, *D* der degenerierte Anteil. Nach MIRANDE.

1) Allerdings gibt es Ausnahmefälle, in denen auch im Dunkeln (KLEBS, a. a. O. 541) „eine Zellhautbildung um den kugeligen Protoplasten stattfindet. In reinen Zuckerlösungen habe ich dieselbe selten beobachtet, während dagegen in Zuckerkongorot in jeder größeren Kultur von *Zygnema* C. eine Anzahl Protoplasten mit roter Zellhaut umgeben waren."

2) MIRANDE, a. a. O. 1913.

in der Tat nur eine provisorische und wird später ergänzt durch die in Fig. 78 *b* dargestellte zweite Membranbildung, welche das gesunde Zytoplasma von dem degenerativ veränderten trennt; die in diesem sich nunmehr abspielenden Veränderungen und Erstarrungsvorgänge (Fig. 78 *b*, St_2) spielen sich in zentrifugaler Richtung — von dem normalen Plasmateil (unter m_2) fortschreitend — ab.

Eine derartige fraktionierte Wundverheilung kann — allerdings unter weniger sinnfälligen Symptomen wie bei *Caulerpa* — auch bei anderen Zellen eintreten; ich beobachtete solche z. B. bei Loasazeenbrennhaaren. Auch die rhythmische Kappenbildung, die in normal sich entwickelnden Haaren und Bastfasern beobachtet wird, stellt ein Phänomen dar, das mit jenem manche Züge gemeinsam hat.

* * *

Wir haben bisher nur vom Ersatz der Membran gesprochen: leider sind wir über den Ersatz der lebenden Zellbestandteile nur mangelhaft unterrichtet. Daß verstümmelte Zellen, deren Wunden durch Membranneubildung verheilt sind, wachsen können, wurde bereits für verschiedenartige Gewächse hervorgehoben; da die Zellen während und nach dem Wachstum, soweit die Schätzung ein Urteil gestattet, normale Plasmaquanten enthalten, ist klar, daß der verstümmelte Plasmaleib eines Restitutionswachstums fähig ist; überdies ist bekannt, daß selbst kleine isolierte Plasmafragmente aus den Zellen von Algen zu selbständigen Individuen heranwachsen können. — Darüber, ob auch Kernfragmente der Pflanzenzellen — ähnlich wie die der Protozoen — zu normalen Kernen heranwachsen können, ob verstümmelte Chromatophoren, etwa die der Konjugaten, durch Wachstum ihre normale Größe gewinnen, ob in ausgewachsenen Assimilationszellen nach Entnahme von Plasma und Chlorophyllkörnern die den Zellen verbliebenen zur Teilung angeregt werden können u. dgl. mehr, ist zurzeit noch nichts bekannt.

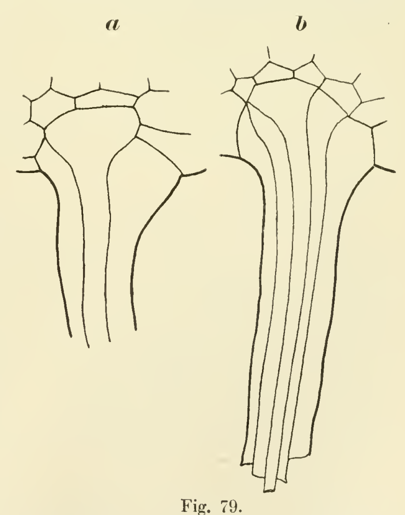


Fig. 79.
Restitution von Rhizoiden (durchwachsene Rhizoiden) bei *Marchantia*. Eine an der Trichombasis gelegene Parenchymzelle wächst zu einem Ersatzhaar aus (*a*). Bei *b* zweimalige Durchwachsung. Nach Kny.

B. Regeneration der Gewebe.

Von einer Regeneration und Restitution der Gewebe (im weitesten Sinne des Wortes) sprechen wir in denjenigen Fällen, in welchen nicht die verletzten Zellen selbst ausgeheilt werden, sondern intakte Zellen aus der Nachbarschaft der verwundeten durch Wachstum, eventuell auch durch Teilung den Ersatz bewirken. Es werden also mindestens zwei

Zellen — die geschädigte und die restituierende, in der Mehrzahl der Fälle aber außerordentlich viel mehr Zellen — bei dem ganzen Prozeß im Spiele sein.

Den denkbar einfachsten Fall sehen wir bei Lebermoosen, z. B. *Marchantia* sich verwirklichen. Schneidet man an jugendlichen Thallusteilen die einzelligen, langen Rhizoiden ab, so bilden sich schon nach wenigen Tagen Ersatzhaare und zwar in der Weise, daß eine der Nachbarzellen an der Trichombasis (vgl. Fig. 79 *a*) zu einem einzelligen Haar auswächst. Das Ersatzhaar wächst durch den Hohlraum des verstümmelten hindurch und am Ende des Stummels ins Substrat hinein. Das Lumen des Ersatzhaares ist oft erheblich enger als das des normalen.

Durchwachsungen der beschriebenen Art wurden für *Marchantia* und *Lunularia* von KNY[1]) eingehend beschrieben. Da meine Versuche zeigten, daß sich Ersatzbildungen durch Zurückschneiden der Rhizoiden in beliebiger Anzahl hervorrufen lassen, läßt sich das Auswachsen der Parenchymzellen an der Trichombasis in zweifellosen Zusammenhang mit dem Wundreiz bringen. Nach KNYS Mitteilungen zu schließen, scheinen auch andere Faktoren einen ähnlichen Reiz ausüben zu können, wie er mit der Verstümmelung des Rhizoids verbunden zu sein pflegt; wenigstens gibt KNY an, daß Durchwachsungen auch in Rhizoiden mit völlig intakter Membran vorkommen; die sekundären Haare finden dann an der Spitze des primären einen energischen Widerstand gegen weitere Verlängerung, was zu Verbiegungen und Einkrümmungen führen kann. KNY beobachtete ferner, daß in einem sekundären Haar noch ein tertiäres zur Entwicklung kommen kann (Fig. 79 *b*), sowie daß gelegentlich an der Basis des primären Rhizoids zwei Zellen statt einer zu Ersatzhaaren auswachsen können.

Bei manchen vielzelligen Algen, deren Thallus aus einzellreihigen Fäden sich zusammensetzt (z. B. *Trentepohlia*), treten nach Entfernung der wachsenden Spitze ähnliche Regenerationserscheinungen ein: die oberste, intakt gebliebene Zelle setzt das Wachstum des verstümmelten Fadens fort. Auch hier gehen also die restituierenden Wachstumserscheinungen von einer Zelle aus. Vorgänge dieser und ähnlicher Art sind bei Algen keine Seltenheit[2]).

Bei den höheren Pflanzen sind Restitutionsvorgänge dieser einfachsten Art selten. Den geschilderten einigermaßen vergleichbar sind die von MIEHE[3]) an *Tradescantia virginica* beobachteten Heilungs- und Regenerationsvorgänge: nach dem Absterben einzelner Epidermiszellen oder kleiner Zellgruppen wird die Wunde durch Wachstum der intakten Nachbarzellen wieder verschlossen; dabei sieht man gelegentlich einzelne Zellen das Lumen der toten Nachbarelemente lückenlos ausfüllen (vgl. Fig. 80). Es wird von dem Umfang der Epidermiswunde abhängen, wie viele Zellen an ihrem Verschluß sich beteiligen.

Bei den höheren Pflanzen erfolgen die Geweberestitutionen in der Mehrzahl der Fälle unter der Anteilnahme sehr vieler benachbarter Zellen.

Der neugebildete Teil kann nur dann dem zerstörten in Form und

---

1) KNY, Eigentümliche Durchwachsungen an den Wurzelhaaren zweier Marchantiazeen (Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 1880, **21**, 2).

2) Vgl. DE WILDEMAN, Sur la séparation chez quelques algues (Mém. cour. et autres mém. Acad. Belgique 1899, **58**); MIEHE, Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen (Ber. d. D. bot. Ges. 1905, **23**, 217) u. a.

3) MIEHE, Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes (Flora 1901, **88**, 105).

Größe und durch seine Lage völlig gleichen, wenn er die Wundfläche in ihrer ganzen Ausdehnung in Anspruch nimmt. In vielen Fällen sind freilich keineswegs alle an der Wundfläche gelegenen Zellen noch wachstums- und regenerationsfähig; nehmen nur einzelne Abschnitte der Wundfläche am Restitutionsvorgang teil (SIMONS partielle Regeneration), so wird naturgemäß keine völlige Restitution der ehemaligen, durch das Trauma zerstörten Form des betreffenden Pflanzenteils erzielt werden können. Regenerate, die dem entfernten oder zerstörten Anteil in hohem Maße ähnlich sind, können aber auch auf dem Wege der partiellen Regeneration, ja sogar

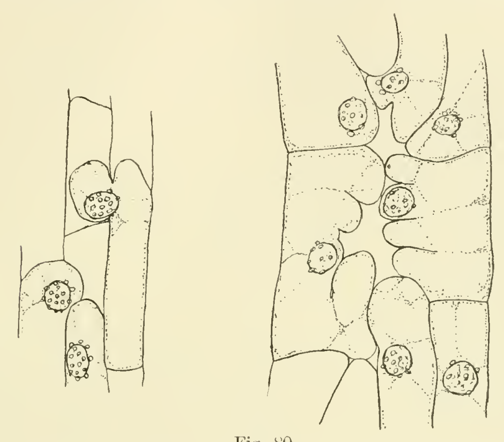


Fig. 80.
Restitution von Epidermiszellen bei *Tradescantia virginica*. Nach MIEHE.

ohne unmittelbare Beteiligung der an der Wundfläche gelegenen Zellenschichten in ansehnlichem Abstand von jener entstehen.

Bei völliger Kongruenz der neugebildeten Teile mit den zerstörten, muß die Übereinstimmung zwischen beiden auch eine quantitative, zahlenmäßig ausdrückbare sein, und die Neubildungen dürfen nicht in mehr oder minder weitgehender Multiplikation die zerstörten Teile reproduzieren, wie es beispielsweise an den sproßbildenden Baumstümpfen von *Populus* u. a. auf dem Wege partieller Regeneration in sehr auffälliger Weise geschieht.

Beispiele für Restitution s. str. und völlige Übereinstimmung zwischen dem zerstörten oder abgetragenen und dem neugebildeten Teil sind, wie die nachfolgenden Erörterungen dartun werden, im Pflanzenreich recht selten.

Histogenetisch betrachtet, können alle Neubildungs- und Ersatzvorgänge, gleichviel ob sie zu echter Restitution oder nicht zu solcher führen, auf zwei verschiedene Weisen zustande kommen: entweder durch direkte Neubildung, indem die durch die Wunde bloßgelegten oder die in ihrer nächsten Nähe gelegenen Zellen durch das Trauma zu Teilungen angeregt werden und mit diesen unmittelbar bereits zum Neuaufbau der zerstörten Anteile beitragen, oder durch indirekte Neubildung, bei

welcher die Zellenteilungen, zu welchen das Trauma anregt, zunächst ein die Neubildung des Fehlenden vermittelnden Kallus entstehen lassen; erst ein Teil des letzteren liefert im Verlaufe der weiteren Entwicklung den Ersatz für das durch das Trauma Genommene.

Beispiele für direkte und indirekte, d. h. durch Kallus vermittelte Neubildung, für Restitutionen im engeren und weiteren Sinne des Wortes werden sogleich zu behandeln sein.

Neubildung und Ergänzung der Vegetationspunkte.

Als ein Beispiel für diejenige Form der Restitution, bei welcher die Wundfläche fast in ihrer ganzen Ausdehnung ohne vermittelnde Beteiligung eines Kallus ein Regenerat entstehen läßt, das dem zerstörten in jeder Beziehung gleicht, ist seit vielen Jahren die der Phanerogamen-Wurzelspitze bekannt[1]).

Restitution findet statt, wenn man den Wurzeln ein 0,5—0,75 mm langes Stück an der Spitze abschneidet. Die Beteiligung der Gewebe des dekapitierten Wurzelstückes an der Restitution ist eine verschiedene: das Dermatogen und die äußersten Rindenschichten nehmen an der Neubildung nicht teil; die Zellen der anderen inneren Gewebelagen wachsen mehr oder minder stark heran und werden zu einer mit Statozyten ausgestatteten provisorischen Wurzelhaube, unter der ein bogenförmiges Meristem sich ausbildet.

An dem gleichen Objekt tritt indirekte, d. h. durch Kallus vermittelte Restitution ein, wenn der Querschnitt ein größeres Stück von der Wurzel abtrennt, und durch ihn Gewebeschichten frei gelegt werden, deren Restitutionsvermögen mit dem der äußersten Spitze nicht mehr übereinstimmt. Mit steigender Entfernung vom Vegetationspunkt nimmt nämlich, wie namentlich Němec eingehend geschildert hat, zunächst die Regenerationsfähigkeit des Periblems, noch weiter oben auch die des Pleroms ab. In denjenigen Zonen, in welchen wenigstens das letztere noch — auch in seinen mittleren Partien — seine volle Regenerationsfähigkeit besitzt, kommt eine von Anfang an radiäre Neubildung zustande und darf von direkter Restitution gesprochen werden. Sobald aber „die zentralen Pleromreihen die Fähigkeit verloren haben, sich gleichmäßig mit den Perikambial- und den demselben anliegenden Periblem- und Pleromschichten zu verlängern, entsteht ein ringförmiger meristematischer Kallus, welcher (bei *Vicia faba*) nie zu einer einheitlichen Spitze verschmilzt, sondern einer oder mehreren neuen Spitzen dadurch Ursprung gibt, daß der Ringwall an einer oder mehreren (meist zwei) Stellen kräftiger zu wachsen beginnt[2])"; an diesen entwickeln sich neue Wurzelspitzen. — Noch weiter oben geht auch den

1) Vgl. Ciesielski, Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel (Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1872, **1**, H. 2, 21); Prantl, Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln (Arb. bot. Inst. Würzburg 1874, **1**, 546); Lopriore, Über die Regeneration gespaltener Wurzeln (Nova acta Leop.-Carol. Acad. 1896, **66**, 211); Simon. Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **40**, 103); Němec, Studien über die Regeneration, Berlin 1905; Buscalioni e Lopriore, Il pleroma tubuloso, l'endodermide midollare, la frammentazione desmica, et la schizorrhizia nelle radici della *Phoenix dactylifera* (Atti Accad. Gioenia sc. nat. 1910, **3**).

2) Nach Němec, a. a. O. 1905, 357; vgl. auch Simon, a. a. O. 1904.

inneren Rinden- und äußeren Pleromschichten die Regenerationsfähigkeit ab; es tritt keine Restitution mehr ein, sondern Verzweigung der verstümmelmelten Wurzel.

Im wesentlichen analoge Restitutionsvorgänge spielen sich bei Längsspaltung der Wurzeln ab; in verschiedener Höhe des Längsschnittes werden die restituierenden Leistungen der Gewebe verschieden ausfallen nach Maßgabe ihrer eben erwähnten Fähigkeiten; an der Spitze tritt völlige Restitution des Fehlenden ein, so daß jede Spitzenhälfte zu einer vollkommenen sich ergänzt.

Viele weitere Modifikationen des Restitutionsprozesses lassen sich durch verschieden gerichtete, verschieden tief reichende und wechselnd kombinierte in das Gewebe der Wurzel gelegte Schnitte erzielen; hierüber hat NĚMEC eingehend Bericht erstattet. Nur eine Modifikation sei hier noch behandelt, nämlich diejenige, welche NĚMEC durch schräg von oben gelegte, hinreichend tief geführte Schnitte (vgl. Fig. 81) erzielen konnte. In diesem Falle erfolgen die Gewebeneubildungen nicht an der Wundfläche, sondern interkalar mitten im Gewebe des intakten Wurzelteiles. Ein Teil des normalen Gewebes wird aufgegeben und abgestoßen[1]).

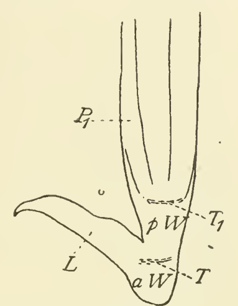


Fig. 81.
Interkalare Restitution der Wurzelspitze bei *Vicia faba*. L der durch den Schnitt abgetrennte Seitenlappen, T ursprüngliches Transversalmeristem, $a\,W$ alte Wurzelhaube, $p\,W$ provisorische Wurzelhaube, T_1 neugebildetes Transversalmeristem, P_1 neu differenzierte Grenze zwischen Plerom und Periblem. Nach NĚMEC.

Das Verhalten dekapitierter oder gespaltener Sproßspitzen ist auf ihr Restitutionsvermögen keineswegs so eingehend erforscht wie das der Wurzeln; doch ist gewiß, daß in allen prinzipiellen Punkten die Sproßvegetationspunkte sich ebenso verhalten wie die der Wurzeln. PETERS[2]) fand den Sproßscheitel von *Helianthus*-Pflänzchen regenerationsfähig, und REUBER[3]) fand nicht nur dasselbe für den der Pappel (*Populus nigra*), sondern konnte auch konstatieren, daß bei besonders flach gelegten Schnitten, welche nur eine sehr dünne Schicht von den Vegetationspunkten abtragen, direkte Restitution eintritt; bei tieferer Lage der Querschnitte tritt lokal beschränkte Sproßvegetationspunktbildung auf, die das Prokambium und das von ihm abstammende Kambium bevorzugt. Auch hinsichtlich der Unterschiede zwischen direkter und indirekter Restitution verhalten sich nach REUBER die Sprosse ebenso wie die Wurzeln. —

Schließlich gilt ähnliches auch für sehr junge Blätter. Spaltet man solche von *Polypodium heracleum*, so ergänzen sich, wie GÖBEL gezeigt hat, die beiden Hälften und wachsen zu normalen Spreiten heran[4]). Auch

---

1) Vgl. NĚMEC, a. a. O. 1905, 100 ff.

2) PETERS, Beiträge zur Kenntnis der Wundheilung bei *Helianthus annuus* L. und *Polygonum cuspidatum* SIEB. et ZUCC. Dissertation, Göttingen 1897.

3) REUBER, Experimentelle und anatomische Untersuchungen über die organisatorische Regulation von *Populus nigra* nebst Verallgemeinerungen für das Verhalten anderer Pflanzen und Tiere (Arch. f. Entwicklungsmech. 1912, **34**, 281).

4) GÖBEL, Über Regeneration im Pflanzenreich (Biol. Zentralbl. 1902, **22**, 503. Exper. Morphologie 1908, 215); vgl. ferner PISCHINGER, Über Bau und Regeneration

die von GÖBEL (a. a. O.) beobachtete Restitution von Farnprothallien (Polypodiazeen) ist hier zu erwähnen. In der freien Natur sind die Ergebnisse ähnlicher Restitutionstätigkeit in jedem Jahre fast an jedem *Syringa*-Strauch zu finden: die zwei- und mehrspitzigen Blätter, die beim Flieder in großer Zahl und Mannigfaltigkeit aufzutreten pflegen, stellen nach BAIL die Reaktion der Pflanze auf die Verletzungen dar, welche die Raupe einer Motte, *Gracilaria syringella*, den jugendlichen Blattanlagen beibringt[1]).

Wie die bekannten Resultate der Stecklingskultur dartun, sind bei sehr vielen Pflanzen auch ältere Stücke, die weitab von den Urmeristemen der Wurzeln und Sprosse liegen, zur Neubildung von Wurzel- oder Sproßvegetationspunkten befähigt. Dieser Prozeß erfolgt in sehr verschiedener Weise: als Regel darf aber gelten, daß aus der Wundfläche sich niemals Vegetationspunkte ohne Vermittlung eines Kallus bilden, daß aber die unter dem Einfluß des Traumas fern von der Wundfläche entstehenden Wurzeln (Bildung von Seitenwurzeln an Hauptwurzeln oder Sprossen) oder Sprosse (Hypokotyle von *Anagallis* u. a.[2]), Blattstecklinge von *Torenia*[3]) u. a.), von der Vermittlung eines Kallus unabhängig sind; Blattstücke von *Begonia* können sowohl in direkter Regeneration aus ihren Epidermiszellen neue Vegetationspunkte entstehen lassen, als auch an der Schnittfläche indirekt, d. h. durch Vermittlung eines Kallus solche reproduzieren[4]).

Wurzelvegetationspunkte scheinen stets endogen zu entstehen, Sproßvegetationspunkte (Kallus an *Populus*-Stecklingen) endogen und exogen.

Keine Klasse von Organen ist von der Neubildung von Vegetationspunkten prinzipiell ausgeschlossen; direkte Erzeugung von Sproßvegetationspunkten ist freilich das Vorrecht einer relativ geringen Zahl von Gewächsen. Wurzeln und Sproßstücke sind im allgemeinen zur Bildung eines voluminösen Kallus besser befähigt als zur Bildung von indirekt erzeugten Sproßvegetationspunkten; nicht alle Kalluswülste können Sproßvegetationspunkte liefern. Von den Blättern vieler Pflanzen wissen wir, daß sie sich zu bewurzeln, aber keine Sproßvegetationspunkte zu bilden imstande sind. — Ausführliche Mitteilungen über die Neubildung von solchen bringen zahlreiche morphologische Arbeiten[5]).

---

des Assimilationsapparates von *Streptocarpus* und *Monophyllaea* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1902, **111**, Abt. I, 278); FIGDOR, Über Restitutionserscheinungen bei Gesneriazeen (Jahrb f. wiss. Bot. 1907, **44**, 41).

1) BAIL, Über Pflanzenmißbildungen und ihre Ursachen, vornehmlich über mannigfaltige Entwicklung der Fliederblätter unter dem Einfluß der Raupen der Fliedermotte, *Gracilaria syringella* (Ber. d. Westpreuß. bot.-zool. Ver., Danzig 1908, 239).

2) KÜSTER, Beobachtungen über Regenerationserscheinungen an Pflanzen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1903, **14**, 316).

3) WINKLER, Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. (Ber. d. D. bot. Ges. 1903, **21**, 96).

4) HANSEN, Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei Pflanzen (Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Ges. 1881, **12**).

5) Vgl. außer den bereits genannten Arbeiten z. B. GÖBEL, Einleitung in die experim. Morphologie der Pflanzen 1908; SIMON, Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Kallusgewebe von Holzgewächsen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1908, **45**, 351); REUBER, a. a. O. 1912; BEYERINCK, Over het ontstaan van knoppen en wortels uit bladen (Nederl. Kruitk. arch., ser. II, deel **3**, 438); BEUSEKOM, Onderzoekingen en beschouwingen over endogene callus-knoppen aan de bladtoppen van *Gnetum gnemon* L., Utrecht 1907; JENSEN, HJ., En knop dannelse paa hypokotylen hos *Jatropha curcas* (Festschr. f. WARMING 1911, 123) u. a.

Die Wurzeln der Gefäßkryptogamen (Scheitelzellenwachstum) sind nach Dekapitation nicht zur Restitution ihres Vegetationspunktes befähigt[1]).

Die vielzelligen Algen bilden nach Verstümmelung ihres Thallus meist mehrere, oft sogar sehr zahlreiche neue Vegetationspunkte. Diese entstehen bei *Fucus* an der Wundfläche auf dem Wege der indirekten Restitution aus dem von den Markfäden gelieferten Kallus [OLTMANNS][2]) oder in mehr oder minder weitem Abstand von der Wundfläche aus der normalen Oberfläche des Thallus auf direktem Wege, z. B. bei *Dictyota* [KÜSTER [3])].

Aus der Reihe der Pilze sei *Xylaria hypoxylon* genannt, dessen Stromata nach Entfernung der (noch wachstumsfähigen) Spitze eine neue ausbilden [FREEMAN [4])].

Restitution von Geweben und Gewebegruppen.

Bei den bisher behandelten Fällen wurde die Bildung aller dem verletzten Organ zukommenden Gewebeformen durch neu entstandene oder ergänzte Urmeristeme bewirkt und vermittelt; das durch Verwundung genommene oder zerstörte Gewebematerial kann aber auch ohne diese Vermittlung neugebildet werden, indem statt der Urmeristeme meristematische

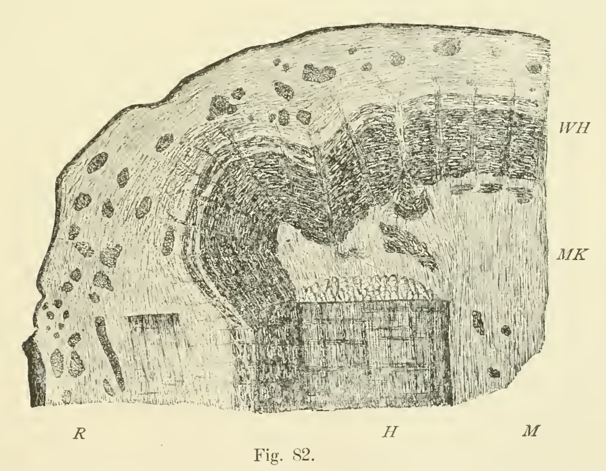


Fig. 82.

Regeneration der Gewebe. Längsschnitt durch einen basalen Kallus von *Populus nigra*, 4 Wochen immer bei 65—70 % Luftfeuchtigkeit kultiviert. *R* Rinde, *H* Holz, *WH* Wundholz, *MK* Markkallus, *M* Mark. Nach SIMON.

1) Vgl. NĚMEC, a. a. O. 1905 und die von ihm zitierte Literatur.

2) OLTMANNS, Beiträge zur Kenntnis der Fukazeen (Bibl. bot. 1889, **14**). Morph. u. Biol. d. Algen 1905, **2**, 243 ff.

3) KÜSTER, Über Vernarbungs- und Prolifikationserscheinungen bei Meeresalgen (Flora 1899, **86**, 143).

4) FREEMAN, Untersuchungen über die Stromabildung der *Xylaria hypoxylon* in künstlichen Kulturen (Ann. mycol. 1919, **8**, 192).

Gewebe anderer Art — Kallusgewebe — entstehen, deren Schichten zu Geweben der verschiedensten Art sich heranbilden — oder indem durch unmittelbare Umdifferenzierung des vorhandenen Gewebematerials das Fehlende neu geschaffen wird.

Fig. 82 zeigt den Längsschnitt durch einen Kallus von *Populus nigra*; in der oben beschriebenen Weise hat sich in ihm ein wundholzlieferndes und rindeproduzierendes Kambium gebildet; in den äußeren Lagen des Kallus liegen Gruppen mechanischer Zellen, an seiner Oberfläche schließlich finden sich ein epidermisähnliches Hautgewebe oder eine Korkschicht. Durch die Qualität und die Anordnung der verschiedenen Gewebeformen gewinnt der Kallus große Ähnlichkeit mit den normalen Achsen, deren Bestandteile der Kallus hier mehr oder minder vollkommen restituiert hat.

Außerordentlich vollkommen fällt die Geweberestitution bei den Knollen der Kohlrabi aus; an ihren Wunden entsteht unter reger Beteiligung sehr zahlreicher Zellenschichten ein mächtiges Gewebe, das in sich alle Elemente der normalen Knolle zu entwickeln vermag: Leitbündel, alle Bestandteile der Rinde, wie chlorophyllhaltiges Parenchym, Steinzellen, Kollenchym und Bastfasern, und schließlich auch Epidermis (Vöchting)[1].

Aus farblosem Grundgewebeparenchym können hier wie bei vielen anderen Objekten chlorophyllreiche Schichten gebildet werden. Bei reifenden Kürbisfrüchten bilden sich nach Zerstörung der kräftig grünen äußersten Rindenschichten unter dem Wundkork einige relativ chlorophyllreiche Zellenlagen aus, die sich am Rand der Wunde an das entsprechende normale Gewebe anschließen und zu einer Wiederherstellung des normalen Strukturbildes führen, wenn auch die neuen chloroplastenführenden Lagen an Mächtigkeit und an Tiefe des Farbtones hinter den normalen zurückbleiben.

Ein ganz ähnlicher Vorgang der Rindenregeneration wurde schon vorher bei Besprechung der „Lithiasis“ (Fig. 69) geschildert.

Aus dem Bericht Vöchtings über die Regeneration an Kohlrabiachsen interessiert namentlich noch die Schilderung der Epidermisrestitution. Von dem Phellogen, das an der Oberfläche des Wundgewebes entstanden ist, werden „zu einem bestimmten Zeitpunkt statt der Korkzellen Epidermiselemente gebildet; statt der Korklamellen treten Kutikula und Kutikularschichten auf, und es erlischt die tangentiale Korkteilung. In der jungen Kutikula sind anfangs noch Unterbrechungen vorhanden, die aber bald ausgefüllt werden. Der Zusammenhang, der ursprünglich zwischen den jüngsten Korkzellen und der jungen Epidermis vorhanden ist, wird allmählich gelockert, an jenen reißen die radialen Wände, und es heben sich damit die braunen Korkplatten von der Haut ab“[2].

Ähnliche Regeneration der Epidermis beobachtete ich unter dem Kork, mit dem sich breite Hagelwunden der Äpfel bekleiden. Lopriore[3]) sah an gespaltenen Wurzeln normale, mit Wurzelhaaren versehene Epidermis sich bilden (vgl. Fig. 85.)

In anderen Fällen geht die Restitution der Gewebe ohne vorherige Kallusbildung oder unter Vermittlung sehr weniger Zellenteilungen vor sich;

1) Vöchting, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers 1908, 77 u. f.; s. auch Voges, a. a. O. 1913.

2) Vgl. besonders Kny, Über künstliche Verdoppelung des Leitbündelkreises im Stamme der Dikotylen (Sitzungsber. Naturf. Fr. Berlin 1877, 189); Lopriore, a. a. O. und vorläufige Mitteilung über die Regeneration gespaltener Stammspitzen (Ber. d. D. bot. Ges. 1895, **13**, 410).

3) Lopriore, a. a. O. 1896 (vgl. auch Ber. d. D. bot. Ges. 1892, **10**, 76).

das gilt vor allem für die Restitution derjenigen Organe, deren Gewebe nach Verwundung sich nur zu geringer Zellenproliferation befähigt zeigen, wie die Blätter vieler Pflanzen.

Ersatz der Epidermis durch Bildung von Kutikularepithel im Sinne Damms[1]) tritt normalerweise an den Achsen vieler Pflanzen während ihres Dickenwachstums auf. Organe, die bei normaler Entwicklung kein Kutikularepithel entwickeln, können durch Verwundung zu solchem angeregt werden; Fig. 83 zeigt Wundränder von den Blättern der Stecheiche (*Ilex aquifolium*); an den Wunden, die Insekten den Blattspreiten beigebracht haben, bildet sich zuweilen typisches Kutikularepithel, das allerdings nicht immer die Wunden in ihrer ganzen Ausdehnung überzieht, sondern oft nur stellenweise sich entwickelt und mit Wundkork abwechseln kann. Die Produkte dieser Neubildung, die im Gegensatz zu der vorhin geschilderten endogenen Art der Epidermisregeneration exogen erfolgt, sind allerdings der normalen

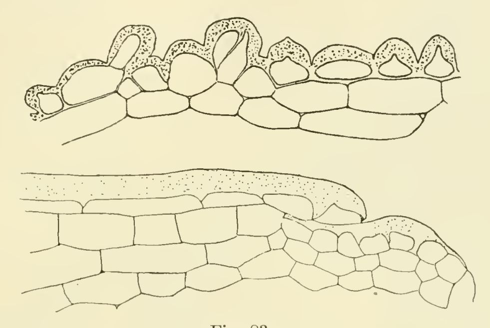


Fig. 83.
Ersatz der Epidermis durch Kutikularepithel. Verwundete Blätter von *Ilex aquifolium*.

Epidermis nicht völlig gleich; in der unregelmäßigen Bildung und der Lagerung der Zellen zueinander erinnern sie an das Hautgewebe mancher Kalluswülste.

Bei *Laburnum Adami* geht die Epidermis der Blätter, wie Buder beschrieben hat, oft streckenweise zugrunde; das Mesophyll der Blätter restituiert den Gewebeverband und liefert eine mit Trichomen und Spaltöffnungen ausgestattete Epidermis. Da *Lab. Adami*, eine Periklinalchimäre, aus einer Hautlage von *Cytisus purpureus* und einer Gewebefüllung von *Laburnum vulgare* besteht, hat die regenerierte Epidermis anderen Charakter als die verloren gegangene[2]).

Kutikularepithel beobachteten Buscalioni und Muscatello an Blättern von *Acacia cultriformis* und *Eucalyptus globulus* nach Entfernung ihrer Wachsschicht[3]).

1) Damm, Über den Bau, die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei den Dikotylen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1901, **11**, 219).

2) Buder, Studien an *Laburnum Adami* (Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre 1911, **5**, 209).

3) Buscalioni e Muscatello, Contribuzione allo studio delle lesioni fogliari (Malpighia 1911, **24**, 27).

Sehr jugendliche Blätter von *Lysimachia vulgaris* können nach Verwundung echte Epidermis neu bilden, die in ihrem Besitz an Haaren mit der normalen übereinstimmt[1]). Derartig vollkommene Regeneration der Blattepidermis tritt nach Operation älterer Blätter offenbar nur selten auf; im allgemeinen entsteht nur ein hypoderm- oder kollenchymähnliches Gewebe, das mit der Epidermis in dem lückenlosen Zellenverband, dem Mangel an Chlorophyll und dem Besitz einer Kutikula übereinstimmt, durch die ungleichmäßige Ausbildung und Lagerung der Zellen, durch den Mangel an Spaltöffnungen und Haaren sich von ihr unterscheidet[2]). Derartig unvollkommene Epidermisregenerationen scheinen auch KASSNER

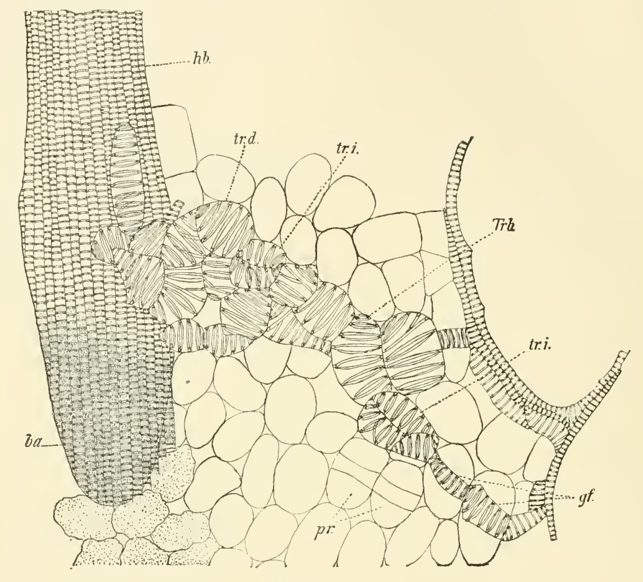


Fig. 84.
Restitution der Leitbündel in einer Blattspreite (*Impatiens*); 10 Tage nach der Operation. *Trb* Tracheïdenbrücke, *hb* Hauptleitbündel, *ba* sein basaler Stumpf, *tr.d* direkt entstandene, *tr.i.* indirekt entstandene Tracheïden, *gf* Gefäße, *pr* Prokambiumbildungen. 500 : 1. Nach FREUNDLICH.

mehrfach vorgelegen zu haben, der andererseits in einzelnen Fällen Haare und Stomata auf den Regeneraten nachweisen konnte[3]).

1) MASSART, a. a. O. 1898, 55.

2) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 19; PEGLION, Contribuzione allo studio della perforazione della vite e di altre piante legnose, Ferrara 1908 (vgl. HOLLRUNGS Jahresber. 1908, **11**, 106).

3) KASSNER, Untersuchungen über Regeneration der Epidermis. Dissertation, Berlin 1910 (s. auch Zeitschr. f. Pflanzenkrankh.). Über die Verheilung der durch Abschleifen der Epidermis erzeugten Wunden vgl. JAHRMANN, Über Heilung von Epidermiswunden (Zentralbl. f. Bakteriol. 1913, II. Abt., **37**, 564).

Werden Luftwurzeln von *Renanthera* oberflächlich verwundet und Velamen nebst Exodermis zerstört, so tritt eine Restitution der letzteren ein, indem die bloßgelegten Zellen des Parenchyms sich in radialer Richtung strecken und dieselben hufeisenförmigen Membranverdickungen ausbilden, die für die Zellen der Exodermis charakteristisch sind[1]).

Bei *Hamamelis virginiana* sah Shoemaker nach lokaler Zerstörung der Faserschicht in den Antheren die über der Verluststelle liegenden Epidermiszellen sich tangential teilen und die inneren Anteile zu neuen Faserzellen sich ausbilden[2]).

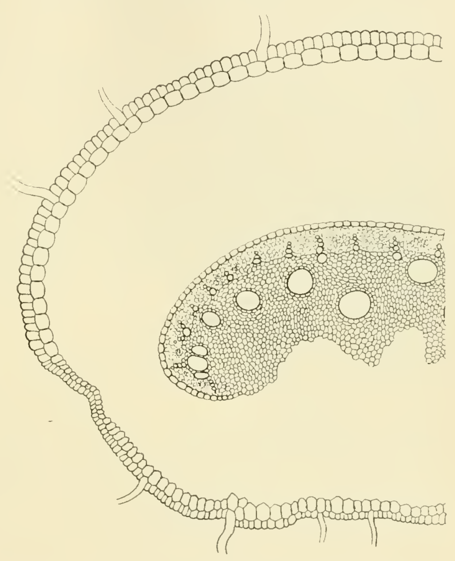


Fig. 85.
Restitution der Gewebe. Hälfte des Querschnittes durch eine gespaltene und regenerierte Wurzel von *Zea mays*. Die Zellen der Epidermis und Endodermis sind an der regenerierten Seite (in der Fig. unten) erheblich kleiner als an der ursprünglichen Oberfläche. Nach Lopriore.

Wird durch Verwundung die Kontinuität der ein Blatt versorgenden Leitbündel unterbrochen, so wird diese, wie man an Dikotylen der verschiedensten Verwandtschaftskreise zeigen kann, durch die Ausbildung von Anastomosen, welche die Wunde umgehen und diesseits und jenseits der Wunde Anschluß an die normalen Leitbündel finden, wieder hergestellt. Die Entstehung der trachealen Elemente, welche die Verbindungsbrücken aufbauen, ist eine verschiedene: entweder können Zellen des Dauergewebes — des Markes, des Blattmesophylls u. a. (Fig. 84 *tr.d*) — unmittelbar zu Tracheïden werden (direkte Restitution), oder die Restitution wird durch Zellenteilungen vermittelt und vorbereitet (*tr.i*). Beide Modifikationen der Entwicklung können sich (z. B. bei Blättern von *Impatiens*, Fig. 84) nebeneinander finden und mit der Bildung echter Gefäße, die sich von neugebildeten Prokambialsträngen ableiten, kombinieren. Farn- und Monokotylenblätter sind nach Freundlich zu der beschriebenen Ausheilung

1) Küster, Über Vernarbungs- und Prolifikationserscheinungen usw. (Flora, 1899, **86**, 143, 145).

2) Shoemaker, On the development of *Hamamelis virginiana* (Bot. Gaz. 1911, **29**, 248).

der Leitbündel nicht befähigt — auch dann nicht, wenn sie netzförmige Nervatur besitzen[1]).

Durch mehr oder minder zahlreiche Zellenteilungen müssen die Vorgänge der Leitbündelrestitution in denjenigen Fällen vorbereitet werden, in welchen völlig getrennte Gewebe- oder Organstücke durch neue Leitbündel miteinander zu verbinden sind, d. h. bei der Transplantation. Hier vermittelt ein Kallus die Neubildung, in dessen Parenchym die Tracheïden in der oben beschriebenen (S. 70) Weise entstehen[2]). —

Längs gespaltene Wurzeln und Sprosse ergänzen in jeder Hälfte ihr Strangsystem zu einem kompletten Zentralzylinder. Bei den Monokotyledonen erfolgt die Regeneration gespaltener Wurzeln in der Weise, daß Phloem und Xylem meist gleichzeitig mit der Epidermis ergänzt werden. Bei den Dikotyledonen wird erst die Endodermis regeneriert, später Xylem und Phloem (vgl. auch Fig. 85). Ebenso vollkommen geht die Restitution gespaltener Achsen vor sich; Kny sah nach Spaltung der Triebe von *Salix*, *Aristolochia*, *Lonicera*, *Sambucus* u. v. a. aus Mark, Kambium und Rinde ein Wundgewebe entstehen, in welchem sich ein neues Kambium bildete; dieses fand beiderseits den Anschluß an das der normalen Leitbündel und produzierte wie dieses nach innen Xylem-, nach außen Phloemelemente. Die Fähigkeit zur Ergänzung des zerstörten Zentralzylinders ist offenbar weit oder allgemein verbreitet. —

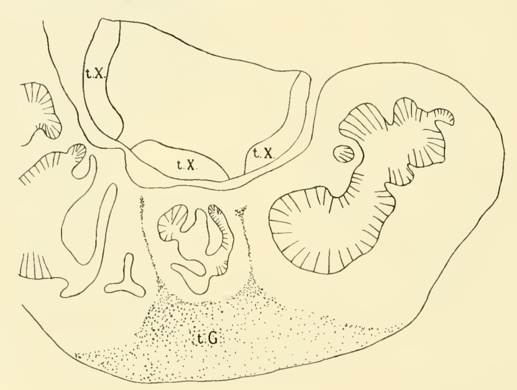


Fig. 86.

Neubildung von Zentralzylindern. Querschnitt durch einen längsverwundeten Stengel von *Hieracium umbellatum*; *M* Mark, *t. X.* totes Xylem, *t. G.* totes Rindengewebe. In den neugebildeten Xylemkörpern sind radiale Linien überall da eingetragen, wo deutliche Radialreihung der Xylemanteile zu erkennen war.

Regeneration der Zentralzylinder findet nicht nur bei Halbierungen, sondern auch bei Längsteilungen jeder anderen Art statt; auch bei einer

1) Simon, Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen (Ber. d. D. bot. Ges. 1908, **26**, 364); Freundlich, H. F., Entwicklung und Regeneration von Gefäßbündeln in Blattgebilden (Jahrb. f. wiss. Bot. 1909, **46**, 137).

2) Vgl. namentlich Vöchting, Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892. Näheres im „Allgemeinen Teil" (Verwachsung).

Trennung der Rinde vom Holz erweist sich die erstere als befähigt zur Neubildung von Zentralzylindern. Fig. 86 zeigt den Querschnitt durch einen Stengel von *Hieracium umbellatum*; durch eine Längswunde ist der Holzkörper bloßgelegt und zum Absterben gebracht worden, die Rinde ist stark in die Dicke gewachsen und hat an zahlreichen Stellen Nester von Wundholz entstehen lassen. Auf diese Weise bekommt der lebende Anteil der Achse einen polystelen Bau; die ihn durchziehenden Leitbündelzylinder haben, wie die Figur zeigt, die verschiedenartigsten Querschnittsformen, die man bei Untersuchung von Serienschnitten von einem Schnitt zum anderen sich verändern sieht.

Ganz ähnliche Massenerzeugung von Wundholzkernen und längsverlaufenden Strängen tritt bei Gallen ein, wenn durch die Infektion irgendwelche Anteile der Achsen zerstört oder die Gewebsmassen der normalen Leitbündel durch starke Wucherung der Markstrahlen u. a. zerklüftet worden sind (*Lasioptera rubi* auf *Rubus*[1]) u. a. m.).

Je weiter die Tätigkeit der um die Wundholzkerne entwickelten Kambien fortschreitet, um so ähnlicher werden die neuen Zentralzylinder in ihrer histologischen Zusammensetzung den normalen. Auffallend breit pflegen die Markstrahlen zu bleiben, die zuweilen den Holzkörper sternartig zerklüften[2]).

Geweberestitutionen, die durch zahlreiche Teilungen in den bloßgelegten Zellen eingeleitet werden, finden bei Thallophyten, soweit sie eine Differenzierung zwischen Mark- und Rindengewebe erkennen lassen, vielfach in sehr vollkommener Weise statt.

Bei den von Brefeld untersuchten Sklerotien des *Coprinus stercorarius* besteht die Rinde aus sechs bis acht Schichten mit schwarzen kutikularisierten Wänden. Wird sie entfernt, so regenerieren die Zellen des Markes eine neue Rindenschicht. „Einige Teilungen in den inneren Partien sowie die engste Verbindung der geteilten Zellen zu dem kleinen Gewebe der Rinde und eine Ausdehnung der äußeren Zellagen zu den großen Zellen der Rinde sind die Vorgänge, die notwendig stattfinden müssen, um aus dem Marke die Rinde zu bilden“[3]). Das Experiment läßt sich an den Sklerotien so lange wiederholen, als noch Marksubstanz in ihnen vorhanden ist.

Boletus edulis restituiert die Hymeniumteile, die ihm durch Schneckenfraß verloren gegangen sind (Massart s. u.); die Stromata von *Xylaria hypoxylon* regenerieren ihre Rindenschicht[4]).

1) Über die Gallen von *Gypsonoma aceriana* (auf *Populus alba*) vgl. Houard, Rech. s. les galles de tiges: pleurocécidies (Bull. scientif. de la Françe et de la Belgique 1903, **38**, 140, 363).

2) Tischler berichtet über ähnliche Regenerationsvorgänge an Weidenstämmen (Über die Bildung von verjüngten Stämmchen bei alternden Weiden, Flora 1902, **90**, 273); Zerklüftungserscheinungen bei Wurzeln erwähnen Buscalioni e Muscatello, Sulle radici adventizie nell' interno del fusto di *Rhus viminalis* (Malpighia 1909, **23**, 447). — Relativ einfache, im Prinzip den geschilderten durchaus analoge Zerklüftungs- und Regenerationserscheinungen sind für einen fossilen Schachtelhalm beschrieben worden; vgl. Stopes, A note on wounded calamites (Ann. of bot. 1907, **21**, 277).

3) Brefeld, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze 1877, **3**, 25.

4) Freeman, a. a. O. 1910, 205.

Ähnlich verhalten sich viele Algen, besonders Florideen, soweit sie Gewebekörper mit unterschiedlichem Mark- und Rindengewebe darstellen. Bei Verstümmelung und an Rißwunden oder nach Abtragen der Rinde wird von den großen farblosen oder wenig gefärbten Zellen des Markes kleinzellige chromatophorenreiche Rinde regeneriert. Ähnlich verhalten sich nach MASSART [1]) auch manche Braunalgen (*Laminaria*, *Pelvetia*): auch bei ihnen entsteht aus den bloßgelegten inneren Schichten ein kleinzelliges Vernarbungsgewebe, das dem normalen Rindengewebe ähnlich ist.

1) MASSART, La cicatrisation chez les vég. (Mém. cour. et autres mém. Acad. Sc. Belgique 1898, **57**); OLTMANNS, a. a. O. 1889, KÜSTER, a. a. O. 1899 und TOBLER, Von Mytiliden bewohnte *Ascophyllum*-Blasen (Heteroplasie und passives Wachstum) (Jahrb. f. wiss. Bot. 1909, **46**, 568).

5. Gallen.

Gallen oder Zezidien[1]) sind durch fremde, tierische oder pflanzliche Organismen veranlaßte Formanomalien. THOMAS definiert als Galle „jede durch einen Parasiten veranlaßte Bildungsabweichung der Pflanze" und fügt hinzu: „Das Wort Bildung ist in dieser Erklärung zugleich im Sinne des Prozesses (also aktiv), nicht nur seines Resultates zu nehmen. Eine abweichende Form zeigt jedes von einer Raupe angefressene oder minierte Blatt. Solche Veränderungen wird niemand den Zezidien beigesellen. Zur Natur der letzteren gehört die aktive Teilnahme der Pflanze, die Reaktion derselben gegen den erfahrenen Reiz[2])." Ich habe schon bei früheren Gelegenheiten[3]) betont, daß die von THOMAS gegebene Definition einer Ergänzung bedarf, und habe empfohlen, die biologischen Beziehungen, welche zwischen der gallentragenden Pflanze und den gallenerzeugenden fremden Organismen bestehen, bei Formulierung einer Definition mehr zu berücksichtigen. Offenbar gibt es eine Reihe von Bildungsabweichungen, die durch die von fremden Organismen ausgehenden Reize verursacht werden, und bei welchen abnorme Gewebe entstehen, ohne daß wir sie als Gallen bezeichnen dürften. Ein solcher Fall liegt vor, wenn etwa ein Miniergang sich mit Kallusgewebe füllt (Beispiele oben S. 62). Daß solche Fälle keine Gallenbildung vorstellen, wird niemand bestreiten: das abnorme Gewebe läßt — außer den ätiologischen — keine Beziehungen zu den fremden Organismen erkennen. Zum Wesen einer Galle gehört es, daß die abnormen Teile der affizierten Pflanzen ein symbiotisches Verhältnis zwischen diesen und den gallenerzeugenden Parasiten vermitteln. Diese symbiotischen Beziehungen sind vor allem ernährungsphysiologischer Natur: die abnormen Gewebe liefern die Nahrung für die Parasiten. Dazu kommen insofern noch weitere Beziehungen, als die Wirtspflanze noch gute Unterkunft dem

1) Das Wort (abzuleiten von κηκίς) hat THOMAS eingeführt (Zur Kenntnis der Milbengallen und Gallmilben usw. Zeitschr. f. ges. Naturw. 1873, **42**, 513); vgl. auch die kritischen philologischen Bemerkungen von TROTTER, Studi cecidologici II (Nuovo giorn. bot. ital. 1901, N. S. **8**, 557). Eine zusammenfassende Darstellung aller Fragen der allgemeinen Gallenkunde oder Zezidologie bei KÜSTER, Die Gallen der Pflanzen 1911; ferner Über die Gallen der Pflanzen; neue Resultate und Streitfragen der allgemeinen Zezidologie (ABDERHALDENS Fortschr. d. naturwiss. Forschung 1913, **8**, 115).

2) THOMAS, a. a. O. 1873, 513, 514.

3) KÜSTER, Über einige wichtige Fragen der pathologischen Pflanzenanatomie (Biol. Zentralbl. 1900, **20**, 529); 1. Aufl. 1903, 190; vgl. hierzu noch THOMAS, Die Dipterozezidien von *Vaccinium uliginosum* mit Bemerkungen über Blattgrübchen und über terminologische Fragen (Marcellia 1902, **1**, 146); in der Tat dürfte es sich empfehlen, die Frage, ob die durch Parasiten hervorgerufenen Wachstumsanomalien für den Wirt zweckmäßig sind oder nicht, bei Aufstellung einer Definition für den Begriff der Galle aus dem Spiele zu lassen; vgl. auch KÜSTER, a. a. O. 1911, 4, 5.

Parasiten sichert. Die Gallen sind somit Bildungsabweichungen der Pflanze, die der Entwicklung der Parasiten Vorschub leisten und insofern „zweckmäßig" für diese sind.

Die Gallen sind hiernach eine biologisch gekennzeichnete Gruppe abnormer Wachstumsreaktionen der Pflanzen; in ihren morphologischen, histologischen und entwicklungsgeschichtlichen Eigentümlichkeiten sind sie untereinander außerordentlich verschieden.

Die gallenerzeugenden Tiere und Pflanzen[1]).

Von Tieren wie von Pflanzen können Gallen erzeugt werden: die von Tieren hervorgerufenen nennt man Zoozezidien, die von Pflanzen hervorgerufenen Phytozezidien. Als Zezidozoen werden die gallenerzeugenden Tiere, als Zezidophyten die gallenerzeugenden Pflanzen bezeichnet.

Zezidozoen finden sich unter den Würmern und vor allem bei den Arthropoden.

Gallenerzeugende Würmer sind das Rotator *Notommata Werneckii*, das an *Vaucheria*-Schläuchen unregelmäßig gestaltete Gallen hervorruft, und verschiedene Nematoden (*Heterodera radicicola* an den Wurzeln zahlreicher Wirtspflanzen u. a.).

Die gallenerzeugenden Arthropoden sind Akarinen (Milben) und namentlich Insekten. Unter jenen sind die Eriophyiden (Phytoptidae) oder Gallenmilben die wichtigsten; ihre mannigfaltigen Produkte („Phytoptozezidien") werden uns nachher noch oft beschäftigen. Die von Insekten erzeugten Gallen („Entomozezidien") übertreffen alle anderen durch ihre Mannigfaltigkeit und die weitgehende Differenzierung der Gewebe; nirgends treffen wir an Pflanzen pathologische Gebilde, die sich bei strenger Gesetzmäßigkeit in der äußeren Form und der Struktur ihrer Gewebe von den entsprechenden normalen Teilen so weit entfernen wie unter den von Insekten erzeugten Gallen.

Die Neuropteren, Orthopteren und Thysanopteren spielen als Gallenerzeuger eine nur untergeordnete Rolle. Sehr viel größer ist die Bedeutung der gallenerzeugenden Rhynchoten (besonders der Psylliden, Aphiden und Kokziden), ferner der Dipteren, Lepidopteren, Hymenopteren und Koleopteren.

Die gallenerzeugenden Pflanzen oder Zezidophyten entstammen fast durchweg den kryptogamischen Reihen.

Unter den Myxomyzeten ist *Plasmodiophora brassicae*, der Erreger der Kohlhernie, der bekannteste Vertreter; von den Bakterien sind diejenigen, welche die Wurzelknöllchen der Leguminosen erzeugen, am häufigsten untersucht worden; neuerdings sind die auf Rutazeen, Myrsineen u. a. auftretenden Bakterienblattknoten wiederholt und eingehend studiert worden. Zyanophyzeen *(Anabaena cycadearum)*, welche in Zykadeenwurzeln leben, lassen diese zu koralloid verzweigten, aufwärts wachsenden Gebilden werden. Gallenerzeugende Algen sind vor allem auf Meeresalgen gefunden worden. Die weitaus wichtigsten Vertreter der Zezidophyten finden sich unter den Pilzen, namentlich den Phykomyzeten, Uredineen und Ustila-

---

1) Küster, a. a. O. 1911, 28 ff.

gineen; auf die von ihnen oder anderen Pilzen erzeugten „Mykozezidien" wird oft zurückzukommen sein. —

Unter den Phanerogamen kommen nur die Loranthazeen als Zezidophyten in Betracht. *Viscum album* läßt an den Wirten spindelförmige Verdickungen entstehen, *Phoradendron*-Arten u. a. erzeugen die strahligen „Holzrosen" u. dgl. m.

Die gallentragenden Pflanzen[1]).

Aus allen Abteilungen des Pflanzenreichs sind Gallenwirte oder gallentragende Pflanzen bekannt. — Allerdings treten die der Thallophyten, Bryophyten und auch Pteridophyten gegenüber den an Phanerogamen erzeugten Gallen an Zahl wie an Mannigfaltigkeit sehr zurück. An Algen sind einige unscheinbare Gallen beobachtet worden, auch für Pilze und Flechten sind nur sehr wenige Gallenbildungen bekannt. Bei den Laubmoosen sind Älchen(*Tylenchus*-)gallen weit verbreitet. Die Gallen der Pteridophyten sind nicht gerade zahlreich, zeigen aber untereinander eine ähnliche Mannigfaltigkeit wie die der Phanerogamen. Unter den Gymnospermen spielen als Gallenwirte die Koniferen die Hauptrolle, an welchen viele Uredineen, Milben, ferner Aphiden, Dipteren, Lepidopteren und andere Insekten als Zezidozoen gefunden werden.

Die Angiospermen liefern weitaus die gallenreichsten Wirte und sind gleichzeitig die Träger der mannigfaltigsten und kompliziertesten Zezidien. Welche Gruppen und Familien die gallenreichsten sind, läßt sich — bei unserer unvollkommenen Kenntnis der tropischen und überhaupt vieler außereuropäischer Gallenfloren — vorläufig nicht mit Bestimmtheit angeben. Von den in Europa vertretenen Pflanzenfamilien sind die Kupuliferen die gallenreichste, *Quercus* ohne Frage die gallenreichste Gattung. Nach HOUARDS Gallenkatalog[2]) entfallen auf die

Kupuliferen	901	Gallen	Kruziferen	256	Gallen
Kompositen	664	„	Labiaten	217	„
Salikazeen	573	„	Umbelliferen	181	„
Rosazeen	500	„	Rubiazeen	162	„
Leguminosen	481	„	Skrophulariazeen . .	139	„

Organoide und histioide Gallen.

Der Unterschied, der zwischen den durch Parasiten irgendwelcher Art erzeugten Verzweigungsanomalien, Hexenbesen, Wirrzöpfen, abnormen Blatthäufungen an den Triebspitzen, Blütenfüllungen, Vergrünungen, Durchwachsungen einerseits, spindel- und kugelähnlichen Schwellungen der Wurzeln, Achsen und Blätter oder apfelartig ihnen anhaftenden Gewebewucherungen andererseits besteht, liegt offenbar darin, daß die Gallen der ersten Kategorie aus deutlich erkennbaren Organen bestehen und kormophytisch gebaut sind, während bei der anderen Hauptgruppe es sich um Anomalien handelt, welche eine Gliederung in Blatt und Achse nicht erkennen lassen, auch wenn ihre Form noch so kompliziert wird, und insofern Thallomen vergleichbar sind.

---

1) Vgl. KÜSTER, a. a. O. 1911, 62ff.

2) HOUARD, Les Zoocécidies des plantes d'Europe et du bassin de la Méditerranée. Paris 1909.

Gallen der ersten Art wollen wir als organoide den die zweite Gruppe ausmachenden histioiden gegenüberstellen[1]). Eine scharfe Scheidung zwischen diesen und jenen ist zwar nicht durchführbar, und gar manchen Gallen gegenüber wird es schwer zu entscheiden sein, ob sie den organoiden näher stehen als den histioiden oder umgekehrt[2]). Gleichwohl wird auch bei den nachfolgenden Erörterungen über die Anatomie der Gallen die vorgeschlagene Einteilung uns gute Dienste leisten können.

Die organoiden Gallen lassen nicht nur in ihrer Form viele von den Merkmalen wiedererkennen, die uns von den normalen Teilen der Pflanzen her bekannt sind, sondern wiederholen auch in ihrer Anatomie vielfach die normalen Charaktere und im allgemeinen wohl mit um so deutlicherer und vollkommenerer Übereinstimmung, je mehr auch äußerlich ihre Teile mit den der normalen Pflanze übereinstimmen. Wir werden daher später bei Behandlung der histologischen Struktur der Gallen uns bei ihnen nicht lange aufzuhalten brauchen.

Bei den histioiden Gallen hingegen sind Gewebestrukturen anzutreffen, die bei größter Mannigfaltigkeit sich außerordentlich sinnfällig von den der normalen Pflanzenteile unterscheiden und eine eingehende Besprechung notwendig machen. Wir wollen bei ihnen zwischen kataplasmatischen und prosoplasmatischen unterscheiden[3]). Kataplasmatische Gallen sind solche, welchen keine konstanten Form- und Größenverhältnisse zukommen. Fast alle Mykozezidien sind kataplasmatischer Natur (Fig. 93, *a*): je nach der Verbreitung, welche der Parasit im Wirte findet, schwankt die Größe der resultierenden Galle innerhalb weiter Grenzen. Dasselbe negative Kennzeichen kommt den Gallen der Bakterien, ferner den der Algen, vieler Hemipteren (*Myzoxylus laniger*, vgl. Fig. 101, *Myzus ribis* usw.) u. a. zu. Prosoplasmatisch sind diejenigen Gallen, deren Form- und Größenmerkmale für die betreffende Gallenart in hohem Maße charakteristisch sind: man vergleiche die Gallen miteinander, welche *Neuroterus numismalis* zu Hunderten auf Eichenblättern entstehen läßt, und wird finden, daß sie einander weit ähnlicher sind als die Blätter oder Früchte eines Baumes. Prosoplasmatische Gallen erzeugen viele Milben und Hemipteren, vor allem die Dipteren und Hymenopteren. Als prosoplasmatische Mykozezidien dürfen z. B. die Galle des *Synchytrium pilificum* (Fig. 97), oder die der *Ustilago grewiae* (auf *Grewia venusta*[4]) gelten. Von den histologischen und entwicklungsgeschichtlichen Unterschieden zwischen kataplasmatischen und prosoplasmatischen Gallen wird sogleich noch die Rede sein.

* * *

Aus allen normalen Gewebeanteilen der Wirtspflanzen können Gallen entstehen, aus den primären ebenso wie aus den sekundären. Allerdings ist die Beteiligung der verschiedenen Gewebeformen am Aufbau der Gallen sehr oft eine ungleich lebhafte: außerordentlich zahlreich sind die-

1) Küster, Über organoide Gallen (Biol. Zentralbl. 1910, **30**, 116) und Küster, a. a. O. 1911, 84 ff..

2) Küster, a. a. O. 1911, 128 ff.

3) Küster, 1. Aufl. 1903, 136; a. a. O. 1911, 190 ff.

4) Trotter, Sulla struttura istologica di un micocecidio prosoplastico (Malpighia 1905, **19**); vgl. auch v. Guttenberg, Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig 1905.

jenigen Gallen, die durch üppige Proliferation des Grundgewebes zustande kommen, während die Epidermis, welche die Grundgewebsmassen umspannt, keine nennenswerten Wachstumsveränderungen erfährt; als Seitenstück zu diesen Gallen werden später freilich auch solche noch zu schildern sein, bei deren Entstehung die Epidermen mit enormem Wachstum sich beteiligen, während die unter ihnen liegenden Grundgewebszellen sich wenig oder gar nicht vergrößern (Fig. 98). Immerhin darf im allgemeinen die Beteiligung des Grundgewebes an der Gallenbildung eine größere genannt werden als die der Epidermen. Weiterhin ist das Kambium ein für die Produktion von Stengelgallen hervorragend bedeutsames Gewebe; durch den von den Parasiten ausgehenden Reiz wird es zu lokaler Steigerung seiner Tätigkeit angeregt, die zur Bildung mächtiger Gewebepolster führt.

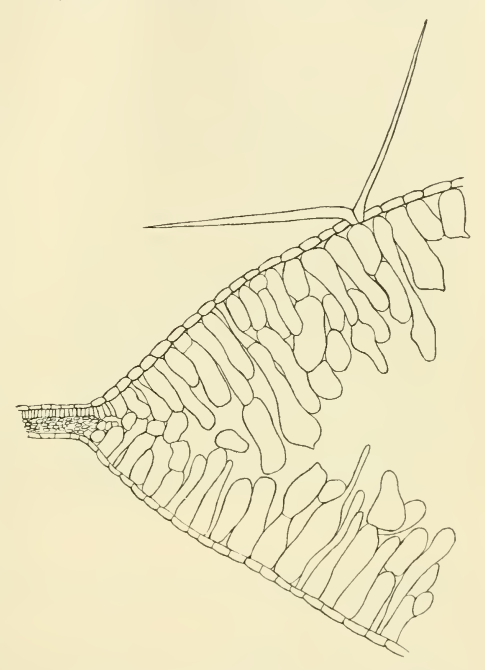


Fig. 87.
Gallenbildung durch Zellenwachstum ohne Zellenteilung (*Oligotrophus Solmsii* auf *Viburnum lantana*).

Das Wachstum, das die Zellen des Gallenwirts unter dem Einfluß der Infektion erfahren, läßt jene oft sehr weit über ihre normalen Dimensionen hinaus sich vergrößern (Fig. 87 u. 98); auch dann, wenn zahlreiche Teilungen dem Wachstum der Zellen folgen, bestehen die Gallen schließlich doch aus erheblich größeren Elementen als die entsprechenden normalen Teile der Wirtspflanze.

Auch dann, wenn das abnorme Zellenwachstum sehr energisch vor sich geht, kann Zellenteilung dauernd ausbleiben; zahlreiche Gallen werden entwicklungsgeschichtlich gerade dadurch gekennzeichnet, daß Zellenteilungen bei ihrer Entstehung niemals eintreten. Fig. 98 zeigt eine Galle, welche nur durch Zellenwachstum und überdies bei ausschließlicher Beteiligung der Epidermiszellen zustande gekommen ist, — Fig. 87 eine solche, bei welcher die Grundgewebszellen sich abnorm vergrößert haben, während die Epidermen unverändert geblieben sind.

Die überwiegende Mehrzahl der Gallen kommt durch Zellenteilung zustande; mehrere oder zahlreiche nebeneinander liegende Zellen werden

zu Wachstum und Teilung angeregt. Wird unter dem Einfluß der Gallenerzeuger ein beschränkter Gewebekomplex zu lebhaften Zellenteilungen gebracht, so bezeichnen wir ihn — BEYERINCK folgend[1]) — als Gallplastem. —

Die Richtung, in welcher sich die Zellen des Wirtes bei der Gallenbildung teilen, ist für die verschiedenen Gallenformen charakteristisch. Fig. 88 zeigt einen Teil einer Galle, die fast ausschließlich durch Flächenwachstum und antikline Zellteilungen zustande kommt, Fig. 89 *a* eine solche, bei deren Bildung ausschließlich Teilungen parallel zur Oberfläche des infizierten Organes erfolgen.

Auch die weitverbreiteten Blattgallen der *Pontania proxima* (Fig. 89 *b*) und anderer weidenbewohnender Blattwespen kommen nur durch Dickenwachstum der infizierten Blattregion zustande, die Zellteilungen erfolgen aber nicht so regelmäßig wie bei der soeben erwähnten *Banisteria*-Galle.

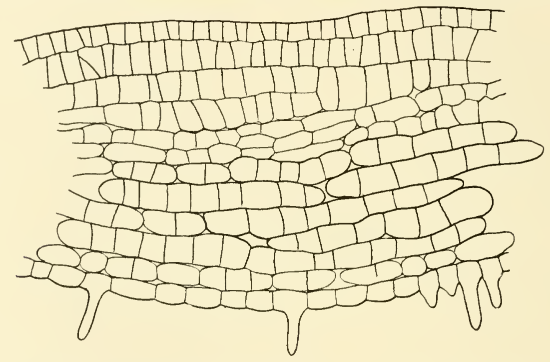


Fig. 88.
Gallenbildung durch Flächenwachstum und antikline Zellteilungen.
Querschnitt durch die Galle des *Pemphigus marsupialis* auf *Populus nigra*.

Eine leicht übersehbare Kombination von Flächen- und Dickenwachstum zeigt Fig. 90 mit dem Querschnitt durch den Umwallungswulst (s. u.) einer jugendlichen Galle von *Pemphigus bursarius* (auf Blattstielen von *Populus nigra)*.

Die Intensität der abnormen Zellenproduktion ist keineswegs bei allen Zellenschichten des infizierten Pflanzenorganes die gleiche. Wir werden später noch ausführlich darüber zu sprechen haben, daß bei Gallen, welche durch Flächenwachstum größerer oder kleinerer Bezirke der Blattspreiten zustande kommen, diese Differenzen in der Wachstumsintensität der verschiedenen Zellenschichten für die Gestalt der resultierenden Galle von größter Bedeutung sind.

Fig. 91 zeigt ein Stück des Querschnitts einer von *Tetraneura ulmi* erzeugten Blattgalle: die unteren Schichten des Blattes sind schließlich nur noch mit passivem Wachstum dem der oberen Zellenlagen gefolgt und

---

1) BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Zynipidengallen. Amsterdam 1882.

sind schließlich ganz zerrissen; die Dehnung, welche die unteren Zellenlagen erfahren haben, wird durch die Retortenform der Zellen klar.

Auch bei den durch Dickenwachstum zustande kommenden Gallen sind, wie schon Fig. 89 *a* lehrte, keineswegs alle das infizierte Areal des Wirtsorganes aufbauenden Gewebelagen gleich stark beteiligt, und auch bei ihnen kann es zu Zerreißungen kommen. Die Galle des *Oligotrophus annulipes*, die auf Buchenblättern häufig ist, kommt ohne Beteiligung der oberseitigen Epidermis zustande; diese wird abgehoben, indem der um ein mittleres Feld stark heranwachsende Ringwall *a a* — vgl. Fig. 95 — sie emporträgt: aus dem mittleren Felde entwickelt sich später eine Galle, welche die alte Epidermis zerreißt und sich mit einer neuen, trichom-entwickelnden Haut ausstattet. Gallen, deren Epidermis sich nicht von der des Mutterorganes herleitet, sondern dem endogenen Entwicklungsgang der Galle entsprechend eine Neubildung darstellt, wollen wir als freie Gallen bezeichnen (Fig. 92 *a*); diejenigen, welche von der Epidermis des Mutterorganes umspannt bleiben, sind umschlossene Gallen[1]) (Fig. 92 *b*). Unvollkommen ist die Umhüllung des Gallenkörpers durch die normalen Hautgewebe dann, wenn durch gesteigertes Wachstum des Markes oder des Leitbündelgewebes die äußeren Gewebeschichten regellos gesprengt werden.

a

b

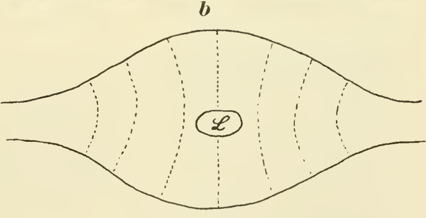


Fig. 89.
Gallenbildung durch Dickenwachsum und perikline Zellteilungen. *a* Teil des Querschnittes durch den peripherischen Teil einer unbestimmten Galle (Blatt von *Banisteria*). *P* die unveränderte Palissadenschicht, *mm* mechanischer Mantel. *b* Querschnitt durch eine linsenförmige Blattgalle: die Zellenreihen im Inneren sind durch punktierte Linien angedeutet, *L* Larvenkammer; schematisiert.

1) Küstenmacher, Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildungen mit Berücksichtigung des Gerbstoffes (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, **26**, 82).

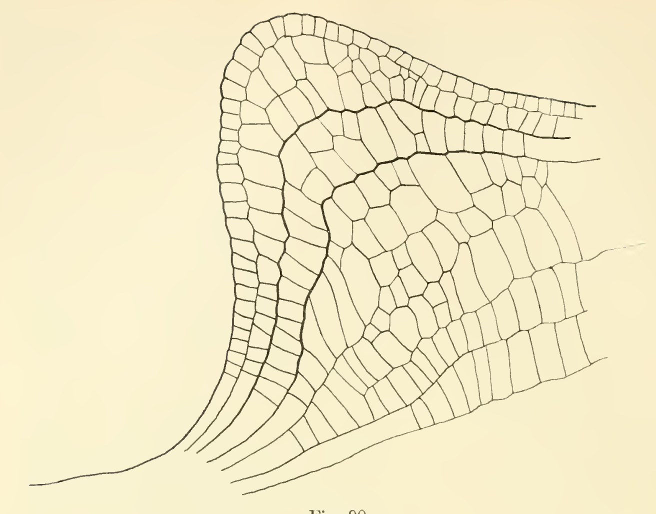


Fig. 90.
Gallenbildung durch Flächen- und Dickenwachstum. Schnitt durch den Gewebewulst einer jugendlichen Galle von *Pemphigus bursarius* (auf *Populus*).

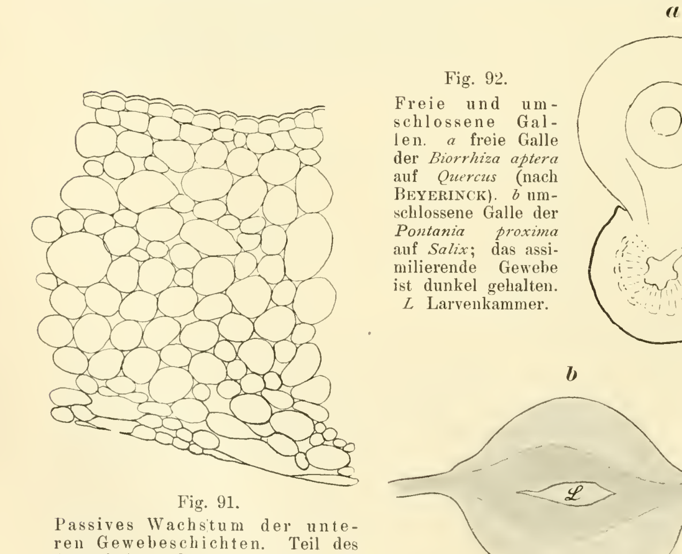


Fig. 92.
Freie und umschlossene Gallen. *a* freie Galle der *Biorrhiza aptera* auf *Quercus* (nach BEYERINCK). *b* umschlossene Galle der *Pontania proxima* auf *Salix*; das assimilierende Gewebe ist dunkel gehalten. *L* Larvenkammer.

Fig. 91.
Passives Wachstum der unteren Gewebeschichten. Teil des Querschnittes durch die Galle von *Tetraneura ulmi* auf Blättern von *Ulmus campestris*.

Fig. 92.

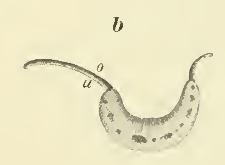
Die Differenzierung, welche die Gallengewebe erfahren, zeigt alle Grade der Kompliziertheit. Entweder die Gallen bestehen durchweg aus homogenem Gewebe, das überhaupt keinerlei Differenzierung erkennen läßt (Fig. 93), oder die Differenzierung ist eine ganz geringe derart, daß die Mannigfaltigkeiten, welche normalerweise die das Wirtsorgan aufbauenden Gewebe erfahren, getilgt oder nur angedeutet erscheinen; namentlich die Unterschiede, welche im Grundgewebe normaler Organe wahrgenommen werden, können völlig ausfallen. Selbst der Unterschied zwischen Epidermis und Grundgewebe, der normalerweise sehr deutlich zu sein pflegt, kann bei den durch Zezidozoen veränderten Wirtsorganen sich völlig verwischen.

a

Fig. 93.

Gallen mit undifferenziertem Grundgewebe (*Exobasidium vaccinii* auf *Vaccinium vitis idaea*). *a* Infizierter Sproß mit verdickter Achse und verdickten Blättern (kataplasmatische Galle). *b* Querschnitt durch eine Blattspreite; der infizierte Teil hebt sich von dem nicht infizierten deutlich ab: *o* Oberseite, *u* Unterseite. *c* Ähnlicher Querschnitt bei stärkerer Vergrößerung: *A* normaler, *B* infizierter Anteil; *o* Oberseite, *u* Unterseite. Nach Woronin.

b



c

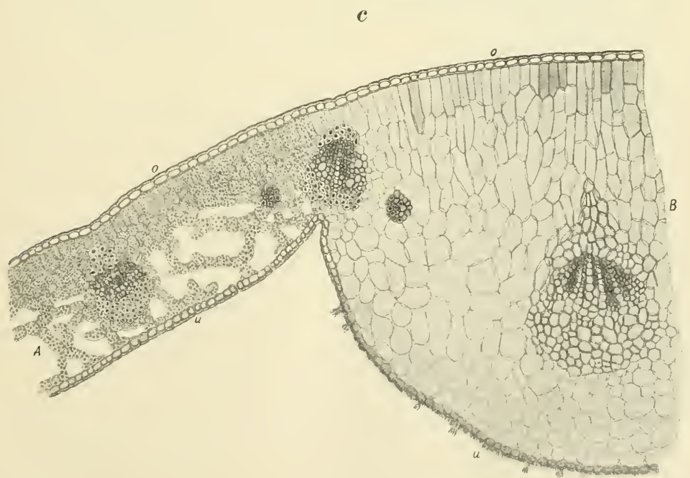


Fig. 93.

In anderen Fällen bleiben die das normale Pflanzenorgan kennzeichnenden Differenzierungen auch im Gewebe der Gallen noch kenntlich. Fig. 94 zeigt einen Querschnitt durch den peripherischen Teil der auf Lindenblättern häufigen Galle des *Oligotrophus Reaumurianus*: die Epidermis ist auch da vom Grundgewebe leicht zu unterscheiden, wo sie durch perikline Teilungen mehrschichtig geworden ist und im Grundgewebe setzen sich die Abkömmlinge des grünen und des die Nerven umgebenden farblosen Gewebes deutlich gegeneinander ab; ähnlich liegen die Verhältnisse in den Weidengallen mancher *Pontania*-Arten u. a. m.

Neben dieser vollkommenen oder unvollkommenen Hemmung der Differenzierung und der Wiederholung normaler Differenzierungsbilder spielt bei den Gallen das Auftreten neuer Mannigfaltigkeiten, d. h. solcher, die in der normalen Ontogenese des Wirtsorganes fehlen, eine große Rolle. Mit den verschiedenen Geweben, aus welchen Gallen solcher Art bestehen, wird einer der nächsten Abschnitte sich eingehend zu befassen haben.

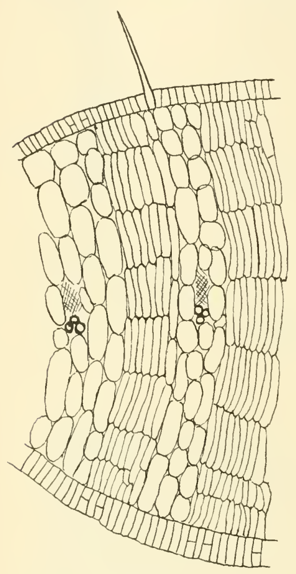


Fig. 94.
Galle mit Wiederholung der normalen Gewebedifferenzierung (*Oligotrophus Reaumurianus* auf *Tilia platyphyllos*).

Die Ausbildung eigenartiger Gewebeformen erfolgt entweder in der Weise, daß die Schichtenfolge des Gallengewebes der des normalen Organes insofern noch entspricht, als in einem dorsiventralen Blatt die oberen Schichten des Mesophylls, die normalerweise zu typischen Palissadenzellen geworden wären, sich anders entwickeln als die unteren und bei Gallen der Sproßachsen die äußeren anders als die inneren — oder derart, daß die Differenzierung des Gallengewebes ohne Rücksicht auf die Schichtenfolge des Wirtsorganes erfolgt. Gallen der ersten Art, welche oben und unten (bzw. außen und innen) verschiedenartige histologische Ausbildung erfahren, wollen wir auf ihre histologischen Kennzeichen hin als dorsiventrale bezeichnen (Fig. 95); Gallen der zweiten Art, deren Schichten konzentrisch um den Mittelpunkt der Gallen und unbeeinflußt vom Verlauf der Gewebelagen des Mutterorganes verlaufen, wollen wir als radiäre bezeichnen (Fig. 96)[1]. Besonders deutlich werden die radiäre Struktur der Gallen und ihre Unabhängigkeit vom normalen Schichtenverlauf in denjenigen Fällen, in welchen mehrere benachbarte Organe am Aufbau des die Larvenhöhlen umgebenden Schichtensystems teilnehmen, wie die Fruchtknotensepten am Aufbau der Galle von *Aulax papaveris* (Fig. 96).

1) Küster, a. a. O. 1911, 192 ff.

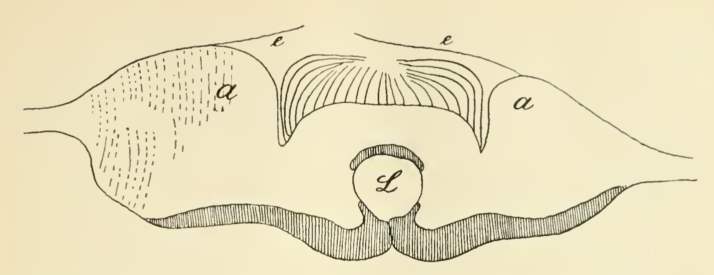


Fig. 95.
Entstehung einer freien Galle; dorsiventrale Gewebedifferenzierung. Querschnitt durch eine jugendliche Galle des *Oligotrophus annulipes* (auf *Fagus silvatica*); *L* Larvenkammer, *e* zerrissene Epidermis, unter welcher die behaarte „freie“ Galle sich zu entwickeln beginnt, *a a* der sie umgebende Ringwulst; die deutlich sichtbaren Zellenreihen sind links angedeutet. Das mechanische Gewebe ist durch Schraffierung kenntlich gemacht.

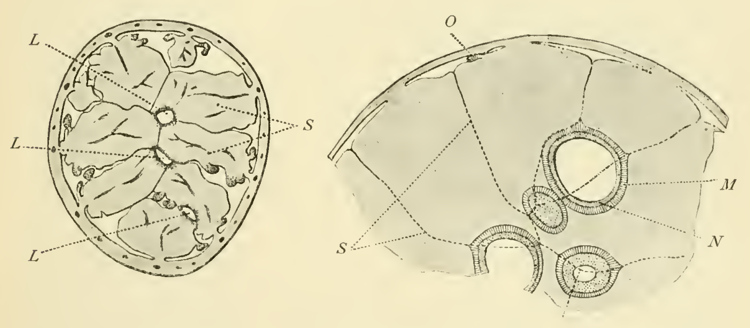


Fig. 96.
Radiäre Galle (*Aulax papaveris* im Fruchtknoten von *Papaver*). *M* Mechanisches Gewebe, *N* Nährschicht, *S* Kontaktflächen der Septen, *O* unvollkommen entwickeltes Ovulum. *L* Larvenkammer. Links Querschnitt durch den ganzen Fruchtknoten, rechts Teil davon. Nach Molliard.

1. Entwicklungsgeschichte und äußere Form der histioiden Gallen.

Auf entwicklungsgeschichtliche Kennzeichen hin unterscheiden wir folgende Gruppen histioider Gallen.

a) Haar- und Filzgallen.

Werden durch die Infektion Epidermiszellen zu starkem Wachstum ihrer Außenwände angeregt, so entstehen mehr oder minder lange, breite oder schlanke, mannigfaltig gestaltete Haare, die entweder einzeln auf der Oberfläche des infizierten Organes sich finden oder diese mit einem dichten

Rasen überziehen. Im zweiten Fall wollen wir von Filzgallen oder Erineumgallen[1]) sprechen.

Abnorme Haarbildung ist bei Gallen der verschiedensten Art ein weit verbreitetes Phänomen; als Haar- und Filzgallen werden nur diejenigen Gallen zu bezeichnen sein, bei welchen die Haarbildung der einzige oder doch der auffälligste und der die Gallenbildung am besten kennzeichnende histogenetische Vorgang ist.

Haargallen werden durch Synchytrien (Phykomyzeten) und Eriophyiden erzeugt.

Die Synchytrien leben intrazellular in ihren Wirten, und manche von ihnen vermögen die Epidermiszellen zu umfangreichen Trichomen umzuwandeln. Einen entwicklungsgeschichtlich besonders interessanten Fall repräsentieren die pinselförmigen Gallen, welche *Synchytrium pilificum* auf den Blättern der *Potentilla tormentilla* erzeugt[2]): hier und da bilden sich kleine, rundliche, flache Hökker, die über und über mit sehr langen, einzelligen und dickwandigen Haaren besetzt sind. Die Haarbildung kombiniert sich hier mit kräftiger Gewebewucherung: jene geht von der Epidermis, diese vom Grundgewebe der infizierten Blätter aus. Während bei den in Fig. 114 dargestellten und anderen *Synchytrium*-Gallen die Haare in sich die Parasiten beherbergen, d. h. die infizierten Wirtszellen selbst zu Haaren auswachsen, sehen wir bei diesem Zezidium die infizierte Nährzelle des Parasiten zwar stark heranwachsen, aber kein Trichom liefern, während eine große Zahl benachbarter Epidermiszellen zu Haaren werden.

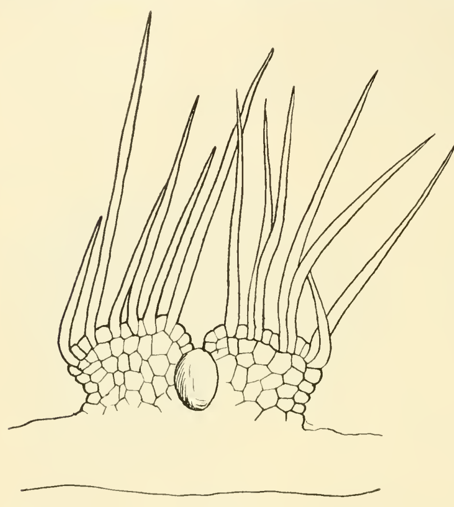


Fig. 97.
Haarproduktion und Gewebewucherung nach Pilzinfektion. Querschnitt durch die Galle des *Synchytrium pilificum* auf *Potentilla tormentilla* in der Mitte die Nährzelle.

Viel verbreitetere und auffälligere Gebilde stellen die dichten Haarrasen dar, welche von Eriophyiden erzeugt werden, die Erineumgallen,

1) „*Erineum*“ ist ursprünglich der Name der Pilzgattung, die man bei Untersuchung der von Gallmilben erzeugten Haarrasen vor sich zu haben glaubte, bis ihre wahre Natur von Fée (1834) erkannt wurde.

2) Thomas, *Synchytrium pilificum* (Ber. d. D. bot. Ges. 1883, **1**, 494); Küster 1903, 1. Aufl., 212. — Herbariummaterial verdanke ich der Güte des Herrn Prof. Fr. Thomas (Ohrdruf).

die auf die Blätter unserer einheimischen Holzgewächse — *Acer*, *Alnus Betula*, *Fagus*, *Prunus*, *Tilia*, *Vitis* u. a. — ferner auf die vieler Kräuter — *Geum*, *Potentilla*, *Salvia* usw. — oberseits und unterseits, im Anschluß an die Nerven oder unabhängig von diesen, den Blatträndern folgend oder die Nervenwinkel füllend unregelmäßig umrissene Flecke zeichnen.

Form und Größe der Erineumhaare sind verschieden und für die verschiedenen in Betracht kommenden Gallenarten in hohem Maße charakteristisch. In dem die Histologie der Gallen behandelnden Abschnitt wird auf Einzelheiten zurückzukommen sein; inzwischen sei auf Fig. 97 und 98 verwiesen, welche die verschiedenen Haarformen und die Dichtigkeit des Haarwuchses deutlich erkennen lassen.

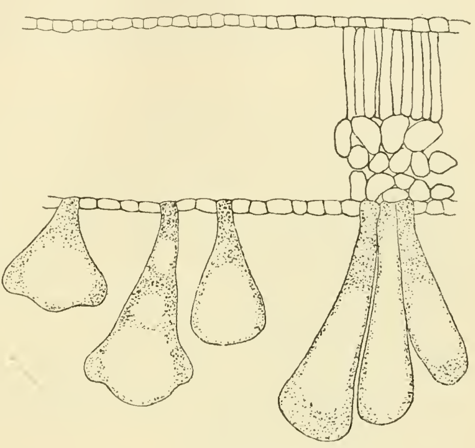


Fig. 98.
Haarproduktion nach Milbeninfektion (*Eriophyes macrochelus* var. *erinea*) auf der Unterseite von Ahornblättern (*Acer campestre*).

Fig. 116 stellt den Querschnitt durch ein Lindenerineum dar, bei welchem auf beiden Blattflächen korrespondierende Areale mit Haaren sich bedeckt haben, obwohl nur auf einer Fläche — der unteren — die Parasiten sich angesiedelt hatten.

Die Haarbildung kann sich auch bei den von Eriophyiden erzeugten Trichomrasen mit Anomalien im Grundgewebe verbinden. Gar nicht selten ist der Fall, daß die von Filzrasen bedeckten Blattflächen sich beulenartig vorwölben; diese Krümmung erfolgt fast immer derart, daß die behaarte Seite auf die Innenfläche der Beule zu liegen kommt. Das Mesophyll ist an denjenigen Stellen, an welchen die Epidermis zu Haaren ausgewachsen ist, zuweilen unvollkommen entwickelt, indem seine Differenzierung in Palissaden- und Schwammparenchym ausgeblieben ist.

Bei dem Erineum der Walnußblätter schließlich, welches *Eriophyes tristriatus* var. *erinea* erzeugt, tritt die Haarbildung etwas zurück, und die Wucherungen, welche die über den Leitbündeln liegenden Gewebe erfahren, nehmen ansehnlichen Umfang an.

b) Blattrollungen und Blattfaltungen.

Als „*Erineum clandestinum*“ pflegt man die Galle zu bezeichnen, welche *Eriophyes goniothorax* an den Blatträndern von *Crataegus* erzeugt: diese falten sich nach unten um und bekleiden sich auf der Innenseite mit Haaren. Gallen, welche durch derartige Anomalien in der Plastik der Blatt-

spreite gekennzeichnet werden, sind sehr häufig und als Blattrollungen beschrieben worden: entweder ist der Rand der Spreiten wie ein schmaler Saum nach oben oder unten umgeschlagen (z. B. *Perrisia marginemtorquens* auf *Salix* u. v. a.; vgl. Fig. 99 *a*) — oder die Spreite nimmt fast in ihrer ganzen Ausdehnung an der Bildung der Galle teil (z. B. *Schizoneura ulmi* auf *Ulmus*); je nach der Größe des Areals, welches von den Parasiten besiedelt worden ist, kann in noch anderen Fällen bei Gallen des nämlichen Parasiten bald nur die Randzone des Blattes, bald ein sehr großer Anteil der Spreite oder diese in ihrer ganzen Ausdehnung sich rollen (*Perrisia persicariae* an *Polygonum amphibium*), während bei den Gallen des *Pemphigus semilunarius* (auf *Pistacia*) u. a. der Umfang der Galle und die Breite des halbmondförmigen umgeschlagenen Spreitenteiles überall annähernd die gleichen bleiben.

Blattrollungen und -faltungen der erwähnten Art, können auf verschiedenem Wege zustande kommen — entweder dadurch, daß die Plastik, welche die Spreite in der Knospenlage aufweist, durch Hemmung der beim Entfalten auftretenden Wachstumsvorgänge mehr oder minder vollkommen beibehalten wird, oder durch Wachstumsvorgänge besonderer Art, d. h. durch lokale Epinastie bzw. Hyponastie der Blattspreiten, welche durch einseitig gefördertes Flächenwachstum ihre Rollen- oder Faltenform bekommen. Vielleicht genügt zuweilen lokale einseitige Hemmung des Wachstums, um Rollungen zustande zu bringen. Stets erfolgt die Rollung in der Weise, daß die Parasiten auf die konkave Seite gelangen.

Die erwähnten Entstehungsmodi, welche zur Bildung von Blattrollungen führen, können sich nicht nur miteinander, sondern auch mit Wachstumsprozessen anderer Art kombinieren. Namentlich häufig ist der Fall, daß die gerollten Teile der Spreite auffallend dick, fest und fleischig werden; komplizierte Gewebedifferenzierungen spielen sich in der Galle des *Pemphigus semilunarius* ab.

Blattrollungen werden, wie die angeführten Beispiele bereits lehren, namentlich von Eryophyiden, Hemipteren und Dipteren, seltener durch Hymenopteren oder durch Pilze hervorgerufen.

Dieselbe Fixierung der Vernation, welche der Blattrand erfahren kann, tritt auch in der Binnenfläche der Spreite ein: die auffälligen Faltungen der *Carpinus*-Blätter durch *Eriophyes macrotrichus* stellen derartige Hemmungen der Entfaltung dar (Fig. 99 *b*), ebenso die Faltungen der Blättchen von *Coronilla* und anderen Papilionazeen, die nach Infektion durch Zezidozoen längs ihrer Mittelrippe dauernd gefaltet bleiben.

c) Beutelgallen.

Diejenigen Filzgallen, bei welchen sich die mit Haaren bedeckten Felder der Blattspreite mehr oder weniger stark wölben, bilden bereits den Übergang zwischen jenen und den typischen Beutelgallen. Bei dem „*Erineum axillare*“, welches *Eriophyes Nalepai* an den Nervenwinkeln der *Alnus*-Blätter erzeugt, sind die Vorwölbungen schon recht beträchtlich und nicht geringer als bei manchen typischen Beutelgallen, die immer dann zustande kommen, wenn ein eng umschriebener Bezirk der Spreitenbinnenfläche zu abnorm lebhaftem Wachstum angeregt wird: da seine Nachbarschaft an diesem nicht teilnimmt, muß sich jener über das Niveau der Blattspreite hervorwölben (Fig. 99 *c*). Die Wölbung erfolgt stets in der Weise, daß

die auf der Oberfläche des infizierten Organes ansässigen Parasiten — in erster Linie kommen Eriophyiden, Aphiden, ferner auch Dipteren in Betracht — ins Innere der blasen-, beutel- oder schlauchförmigen Galle gelangen; die von den Parasiten besiedelte Seite ist an dem die Galle liefernden Flächenwachstum schwächer beteiligt als die gegenüberliegende. Je ausgedehnter das Areal war, welches durch die Parasiten zu abnormem Wachstum angeregt wurde, um so breiter die Basis der Galle; je intensiver sich das abnorme Wachstum betätigt, um so höher und breiter wird der Beutel.

Zu den Beutelgallen gehören die winzigen Pusteln des *Eriophyes macrorrhynchus* (auf *Acer*) und die schlanken roten Spindeln, welche *Eriophyes tiliae* auf Lindenblättern erzeugt, ebenso sehr, wie die „hahnenkammförmigen" Taschen der *Tetraneura compressa* oder die riesenhaften Blasen

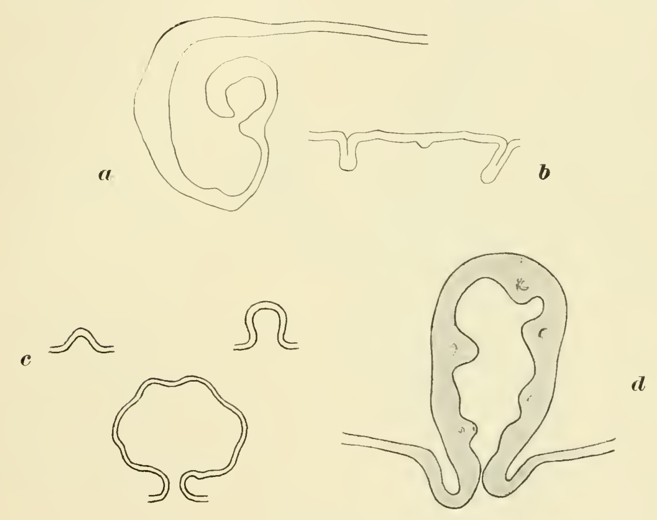


Fig. 99.

Blattrollungs-, Blattfaltungs- und Beutelgalle: *a Eriophyes tetratrichus* auf *Tilia*; *b E. macrotrichus* auf *Carpinus* (schematisiert); der Schnitt ist senkrecht zu den Seitennerven gelegt; *c* Schematische Darstellung der Entstehung einer Beutelgallen, *d* Längsschnitt durch die Beutelgalle des *Phyllocoptes setiger* auf *Fragaria vesca.*

der *Schizoneura lanuginosa* (beide auf *Ulmus*). Komplizierte Formen sind bei den Beutelgallen selten; zu ihnen wären die gelappten, unvollkommen verzweigten „chinesischen Galläpfel" zu rechnen, welche *Schlechtendalia chinensis* auf *Rhus semialata* erzeugt.

Mit dem Flächenwachstum, das den Beutelgallen die Form gibt und ihre Größe bestimmt, können sich die verschiedenartigsten anderen histogenetischen Vorgänge kombinieren; es dürfte schwer fallen, Beutelgallen ausfindig zu machen, bei deren Entstehung und Ausbildung die infizierten Teile der Blattspreite sich nur durch das gesteigerte Flächenwachstum von den normalen Anteilen der Wirtsorgane unterscheiden.

Vor allem häufig ist der Fall, daß die infizierten Teile der Blattspreiten auch erheblich in die Dicke wachsen (Fig. 99*d*). Das Aussehen der Galle bestimmt in hohem Maße der Vorgang der Haarbildung: Außen- und Innenfläche der Galle können abnorme Trichome aufweisen. Ebenso wie bei den Rollgallen vermissen wir auch bei den Beutelgallen sehr oft die normale Differenzierung in Palissaden- und Schwammgewebe oder sehen doch wenigstens die Scheidung zwischen diesem und jenem unvollkommen bleiben.

Besonders bemerkenswert sind diejenigen Fälle, in welchen nicht alle Teile der Beutelgalle im Vergleich mit den normalen Teilen des betreffenden Blattes gleichmäßig stark verdickt erscheinen, sondern einzelne Abschnitte der Galle besonders stark in die Dicke wachsen. Das trifft für diejenigen Formen zu, welche als „Beutelgallen mit Mündungswall" beschrieben worden sind, d. h. für diejenigen, welche an ihrer Mündung durch Dickenwachstum einen mehr oder minder unregelmäßig gestalteten Ringwulst entwickeln, durch welche die Mündung zu einer engen Pore reduziert wird (*Eriophyes similis* auf *Prunus spinosa* (Fig. 105*c*), *E. laevis* auf *Alnus* usw.); die Dicke und Höhe dieser Gewebeleiste und das Verhältnis ihrer Dimensionen zu den des beutelförmigen Gallenanteils können sehr verschieden sein. Weiterhin kann das Dickenwachstum an irgendwelchen Stellen der Galle sich betätigen, derart, daß unregelmäßig gebildete Zapfen oder Leisten in die Höhlung der Galle vorwachsen und ihr Lumen unvollkommen septieren.

Bei den Gallen des *Eriophyes fraxinicola* (auf *Fraxinus excelsior*) kombiniert sich die Bildung eines Mündungswalles mit der zahlreicher, unregelmäßiger, innerer Gewebewucherungen, zwischen welchen die Tiere hausen.

Die von Milben und manchen Hemipteren erzeugten Beutelgallen sind durch konstante Form- und Größenverhältnisse ausgezeichnet und daher den prosoplasmatischen Gallen zuzurechnen; daß auch unter den Hemipterengallen typisch kataplasmatische Beutelgallen sich finden (*Myzus ribis* u. a.), war schon oben zu erwähnen. Zu den kataplasmatischen gehören auch die durch Pilze erzeugten beutelförmigen Gallen (*Exoascus Tosquinetii* auf *Alnus* u. a.). Die Gewebedifferenzierung in den Beutelgallen, zumal den kataplasmatischen, pflegt eine bescheidene zu sein; kommen deutlich differenzierte Gewebelagen zur Ausbildung, so kennzeichnen sie die Gallen stets als dorsiventrale. —

Mit der Bildung der lokalen Gewebezapfen und der Mündungswälle haben wir bereits denjenigen Vorgang kennen gelernt, welcher für die nächsten Gruppen von Gallen besonders charakteristisch ist — das Dickenwachstum der infizierten Organe.

d) Krebsgallen.

Sie kommen durch Dickenwachstum der infizierten Pflanzenteile zustande; die gallenerzeugenden Parasiten, soweit es sich um Zezidozoen handelt, bleiben dauernd auf der Oberfläche des Wirtsorganes sichtbar. Der wichtigste Vertreter dieses Typus ist die wohlbekannte Galle der den Apfelbaum schädigenden Blutlaus (*Myzoxylus laniger*): die Zweige wachsen an den infizierten Stellen stark in die Dicke und bedecken sich mit kugelkappenähnlichen Geschwülsten oder traubigen Aggregaten von solchen — je nach der Verteilung der Parasiten auf dem Wirtsorgan (Fig. 100).

Zu den Krebsgallen sind ferner sehr zahlreiche Mykozezidien zu rechnen: viele gallenbildende Pilze rufen ein lokales Dickenwachstum der infizierten Wurzeln, Achsen und Blätter hervor (Fig. 93), das bei der bald mehr, bald minder weit reichenden Verbreitung des Parasiten im Wirt zu ähnlich regellos gestalteten Wucherungen führen kann, wie die Infektion durch den soeben genannten *Myzoxylus*.

Die Krebsgallen sind durch ihre Form als kataplasmatische gekennzeichnet, ihre Gewebedifferenzierung ist stets eine geringe. —

Die letzten drei Typen von Gallen stimmen darin mit einander überein, daß Dickenwachstum der infizierten Pflanzenteile bei ihrer Entstehung eine hervorragende Rolle spielt; sie unterscheiden sich von den Krebsgallen dadurch, daß die Zezidozoen sich bei ihnen nicht dauernd an der Oberfläche des Wirtes und unbedeckt von diesem entwickeln, sondern in sein Inneres gelangen — wie wir sehen werden, auf sehr verschiedene Weise.



Fig. 100.

Krebsgalle; *Myzoxylus laniger* auf *Pirus malus*. Ein seit mehreren Jahren von der Blutlaus infizierter Zweig mit traubigen „Krebs“bildungen. Nach PRILLIEUX.

e) Umwallungsgallen.

Wenn das Gewebe des Wirtes rings um den Parasiten sich mit Dickenwachstum betätigt, so entsteht ein ringförmiger Gewebewulst, der den Parasiten um so vollkommener verbergen wird, je mehr er heranwächst, und je mehr sich seine Ränder über dem Parasiten zusammenneigen. Fig. 125 zeigt eine Umwallungsgalle, bei welcher eine breite Mündung als deutlich sichtbarer Eingang zum Aufenthaltsort des Parasiten dauernd erhalten bleibt, Fig. 101 *a* eine solche, bei welcher eine

mehrfache Umwallung zahlreicher Gallentiere eingetreten ist, und vollständig abgeschlossene Räume zustande gekommen sind; bei derselben Galle (*Eriophyes diversipunctatus* auf *Populus tremula*) können sogar Verwachsungen der Umwallungsränder erfolgen, so daß die von Galltieren bewohnten Höhlungen nirgends mehr oder nur noch mit schmalen Poren mit der Außenwelt kommunizieren.

Typische Umwallungsgallen werden hauptsächlich von Gallmilben, Schildläusen und Dipteren erzeugt; die von den Gallmilben erzeugten können in Größe und Form sehr unregelmäßig ausfallen[1]), während die von Dipteren erzeugten morphologische Verhältnisse erkennen lassen, welche für das betreffende Zezidozoon konstant und charakteristisch sind (Fig. 101 *b*).



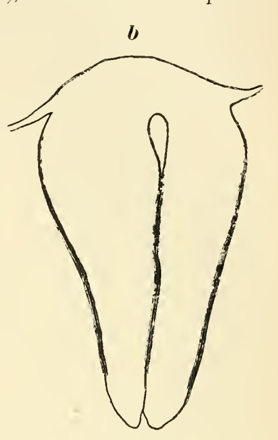


Fig. 101.

Umwallungsgallen. *a Eriophyes diversipunctatus* auf den Blattstieldrüsen von *Populus tremula*; zwei umwallte Hohlräume sind erkennbar. *b Oligotrophus corni* auf *Cornus sanguinea*.

Der Vorgang der Umwallung kann allerhand Varianten aufweisen und sich mit Wachstumsvorgängen anderer Art kombinieren. Als Vertreterin kompliziert gebauter Umwallungsgallen nennen wir das Produkt der *Mikiola fagi*, bei deren Entstehung die auf der Unterseite der Blätter sitzende Larve „umwallt“ wird, und gleichzeitig der innerhalb des Umwallungsringes liegende Teil der Blattspreite durch Flächenwachstum zu einem großen, festen, mit einer derben Stachelspitze bewehrten, helmförmigen Beutel auswächst (Fig. 102). Ihrer Form nach sind die Umwallungsgallen zu den prosoplasmatischen Gallen zu stellen; ihre Gewebestruktur ist dorsiventral oder radiär.

Zu den Umwallungsgallen sind auch die merkwürdigen fleischigen Spirallocken zu stellen, in welche *Pemphigus spirothece* die Blattstiele der Pappel verwandelt, und ferner alle als Ananasgallen bezeichneten Gebilde. Das Wesen der letzteren liegt darin, daß sich mehrere oder zahlreiche benachbarte Organe eines Laubsprosses oder eines Blütenstandes durch Dickenwachstum derart verändern, daß durch wulstartige

1) Küster, a. a. O. 1911, 151, 152, Fig. 68 u. 69.

Wucherungen zwischen den einzelnen Organen Hohlräume zustande kommen. Ihre Entwicklung erläutert Fig. 103: unter dem Einfluß der *Adelges abietis* liefern die Nadeln von *Abies excelsa* in ihrem unteren Teile ringförmige oder hutkrempenartige Gewebeleisten (Fig. 103*b*). Die Wucherungen benachbarter Nadeln berühren sich, so daß unter ihnen geschlossene Hohl-

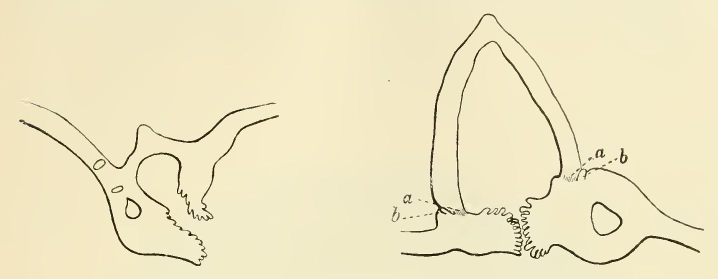


Fig. 102.
Kombination von Beutelbildung und Umwallung: *Mikiola fagi* auf Blättern von *Fagus silvatica*; links jugendliches Entwicklungsstadium, rechts fertige Galle; *a* Trennungsschicht, an welcher sich die reife Galle ablösen wird, *b* Gewebefalte. Nach Büsgen.

räume zustande kommen. Das gefelderte Aussehen, welches die Oberfläche der Triebe an den infizierten Stellen auf diese Weise bekommt, hat den Gallen ihren Namen eingetragen. Die erwähnten Hohlräume geben die Wohnstätten für die Gallentiere ab. Von einer eigentlichen Umwallung der

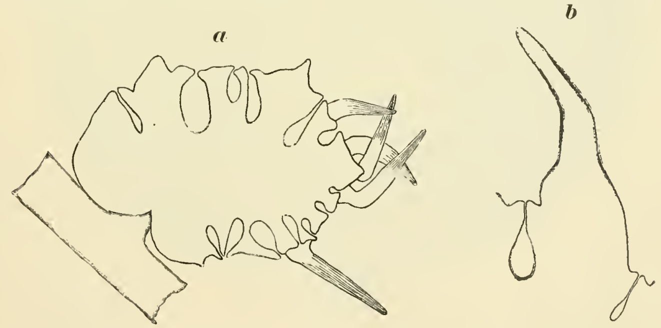


Fig. 103.
Ananasgalle: *Adelges abietis* auf *Abies excelsa*. *a* Längsschnitt durch die infizierte Sproßspitze, *b* Längsschnitt durch eine einzelne Nadel.

letzteren kann freilich insofern hier nicht die Rede sein, als die Tiere erst nach Fertigstellung der Wohnräume in diese einwandern[1]).

Ananasgallen kommen ferner an den Infloreszenzen von Kruziferen vor (*Dasyneura sisymbrii* auf *Nasturtium palustre*); die Blütenstiele verhalten sich hier ähnlich, wie es vorhin für die Nadeln der Fichte anzugeben war.

1) Vgl. Küster, a. a. O. 1911, 36, 156 und die dort zitierte Literatur.

f) Markgallen.

Liegt das Zezidozoon vom Anfang der Gallenentwicklung an im Innern des Pflanzenorganes, so sprechen wir von Markgallen. Typische Vertreter dieser Gruppe sind die der weidenbewohnenden *Pontania*-Arten (Fig. 92*b*). Das Muttertier schiebt das Ei ins Innere des Wirtsgewebes hinein; mit der Außenwelt kommt das Zezidozoon erst nach dem Verlassen der Galle in Berührung.

g) Lysenchymgallen.

Mit einem neuen Typus der Gallenentwicklung haben neuerdings die Untersuchungen WEIDELS und W. MAGNUS'[1]) bekannt gemacht: es

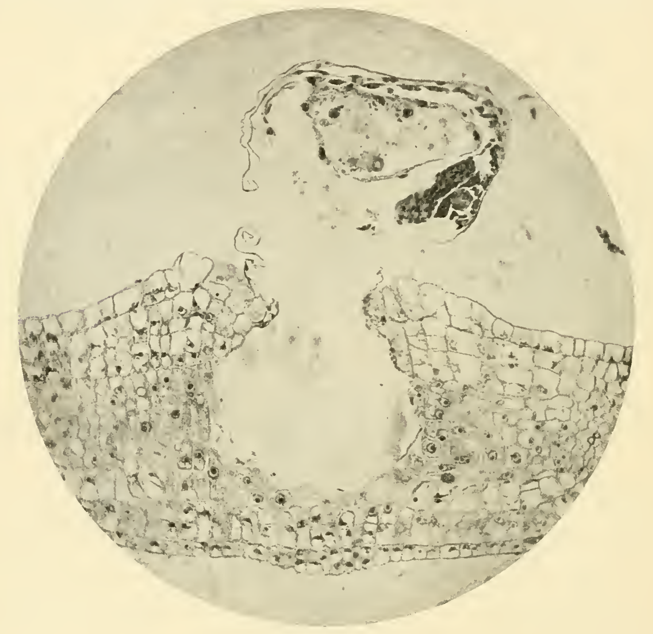


Fig 104.

Entstehung einer Lysenchymgalle. Bildung der Larvenhöhle durch Gewebelösung (*Neuroterus numismalis* auf *Quercus*). Nach WEIDEL-MAGNUS.

handelt sich bei ihm um Lösung des Wirtsgewebes unter dem Einfluß der Parasiten und um nachträgliches Einsinken der letzteren in die durch Gewebeverflüssigung entstandene Höhlung. In diese begibt sich das Gallentier (Fig. 104). Der Eingang schließt sich durch Verwachsung, und die das

1) WEIDEL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Zynipidengallen der Eiche (Flora 1911, **102**, 279); MAGNUS, W., Die Entstehung der Pflanzengallen verursacht durch Hymenopteren. Jena 1914.

Lumen der Höhlung umgebenden Zellen liefern durch reichliche Teilungen die Galle.

Magnus nennt das der Lösung anheimfallende Gewebe Lysenchym.

Lysenchymgallen sind nur für die Zynipiden bekannt, haben aber, wie W. Magnus gezeigt hat, bei diesen eine sehr weite Verbreitung.

Die Lysenchymgallen sind stets prosoplasmatischer Natur; durch den Grad ihrer Gewebedifferenzierung wie durch die Mannigfaltigkeit ihrer äußeren Form übertreffen sie alle anderen Gallen. Ihre Gewebestruktur ist stets radiär.

Pleomorphismus prosoplasmatischer Gallen.

Obschon den prosoplasmatischen Gallen in allen Fällen eine charakteristische Form eigen bleibt, sind kleine Abweichungen entsprechend den äußeren Verhältnissen nicht selten. Selbstverständlich erscheint, daß die Gallenform von der üblichen abweicht, wenn ungünstige Raumverhältnisse

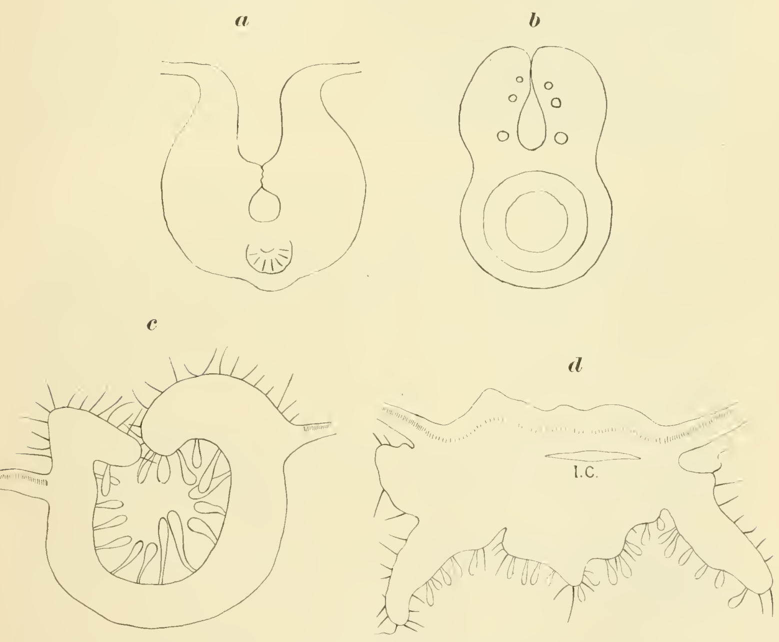


Fig. 105.

Pleomorphismus prosoplasmatischer Gallen. *a* und *b* Durchschnitte durch Umwallungsgallen von *Perrisia fraxini* (auf *Fraxinus*), bei *a* ist die Mittelrippe eines Blättchens infiziert, bei *b* die Blattspindel, rechts und links sind je drei Gefäßbündel sichtbar, *c* und *d* blattbürtige Gallen des *Erioph·es similis* auf *Prunus domestica*, *c* nach Besiedelung der Blattoberseite, *d* nach Besiedelung der Blattunterseite. Die Palissadengewebe sind in Fig. *c* und *d* durch Schraffierung angedeutet, *IC* großer schizogener Interzellularraum.

sie in ihrer Entwicklung hemmen; der Fall ist bei denjenigen Gallen häufig, die auf engem Raum in dicht gedrängten Scharen sich entwickeln (*Neuroterus lenticularis* u. a.) und dabei nicht selten zu umfänglichen Massifs verschmelzen (*Perrisia corni*); doch bleibt die Entwicklungsgeschichte der Gallen von diesen Faktoren unberührt.

Mehr Interesse hat die Tatsache, daß manche von den Gallen, die auf verschiedenen Organen sich zu entwickeln vermögen, auf verschiedenem Substrat verschiedene Form annehmen: *Perrisia fraxini* vermag verschiedene Teile von *Fraxinus*-Blättern zu besiedeln: werden die Mittelrippen der Blättchen infiziert, so entstehen wulstige Blattfalten, wie in Fig. 105 *a* dargestellt ist; werden dagegen die Gallen auf den Blattspindeln angelegt, so schwellen die schmalen Blattflügel der Rhachis zu fleischigen Leisten an, welche die Larvenkammer umschließen[1]) (Fig. 105 *b*).

Selbst auf einem und demselben Organ können prinzipielle Formunterschiede zustande kommen. Infiziert *Eriophyes similis* die Oberseite der Wirtsblätter (Fig. 105 *c*), so entstehen typische Beutelgallen mit Mündungswall; siedelt er sich auf der Unterseite derselben Organe an, so resultieren Gebilde ganz anderer Art, die vorzugsweise durch Dickenwachstum des infizierten Areales zustande kommen und einem schüsselförmigen Apothezium vergleichbar sind (Fig. 105 *d*). Die zweite Gallenform entspricht durch ihre Entwicklungsgeschichte den oben erwähnten Krebsgallen; die Parasiten werden vom Wirtsgewebe in keiner Weise verdeckt.

2. Die Gewebe der histioiden Gallen.

Trotz den vielen Unterschieden, welche die Gallen — und vor allem die prosoplasmatischen — hinsichtlich der Gewebestruktur von den normalen Teilen ihrer Wirtspflanzen trennen, lassen sich im wesentlichen bei diesen doch dieselben Hauptformen der Gewebe unterscheiden wie an jenen; die Deutlichkeit, mit der wir bei den Gallen typische Epidermislagen und Grundgewebsmassen ausgebildet und gegeneinander abgesetzt finden, entspricht dem histologischen Bilde normal entwickelter Organe sehr viel mehr als der Bau anderer abnormer Pflanzengewebe — etwa des homogenen oder wenig differenzierten Kallus.

Wenn wir im folgenden von Epidermis und Grundgewebe, primärem und sekundärem Leitbündelgewebe der Gallen sprechen, so soll uns dabei die histologische und topographische Übereinstimmung der verschiedenen Gewebe der Gallen mit den der normalen Pflanzenteile leiten und von primären Geweben der Gallen auch dann die Rede sein, wenn solche sich entwicklungsgeschichtlich nicht in dem Sinne direkt vom Urmeristem ableiten, wie wir es für die primären Gewebe normal entwickelter Pflanzenteile voraussetzen.

a) Epidermis.

Die Gallen von *Biorrhiza pallida* entwickeln sich wie ein abnorm großer Kallus aus der Querschnittsfläche einer Knospe, welche von der Gallenmutter quer durchgesägt worden ist[2]); ebensowenig wie typisch entwickelte Kalluswülste hat auch die *pallida*-Galle eine Epidermis.

1) Küster a. a. O. 1911, 135.
2) Beyerinck, a. a. O. 1882.

Selbst Gallen, an deren Aufbau ein typisches Dermatogen beteiligt war, kann eine wohlgekennzeichnete, von den unter ihr liegenden Gewebeschichten deutlich unterschiedene Epidermis abgehen. Die Gewebezapfen z. B., welche als „*Erineum populinum*" nach Infektion durch *Phyllocoptes populi* auf den Blättern der Zitterpappel entstehen, können aus völlig homogenem Gewebe bestehen, das in der Ausbildung seiner obersten Zellenlage mehr einem Kallus als einem normal behäuteten Pflanzenorgan gleicht[1]).

Im allgemeinen aber sind die Gallen mit einer typischen Epidermis ausgestattet, die entweder von der Epidermis, bzw. dem Dermatogen des Mutterorganes sich ableitet, oder — bei „freien" Gallen (s. o. Fig. 92*a*) — als endogene, vom Grundgewebe sich herleitende Neubildung anzusprechen ist. Allerdings können die Epidermiszellen der Gallen den ihr anliegenden Grund-

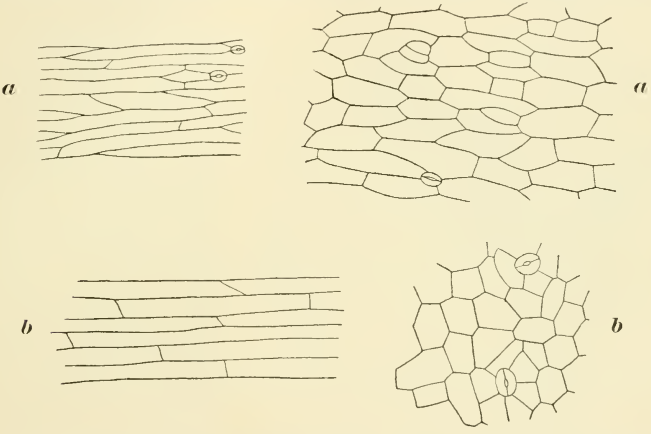


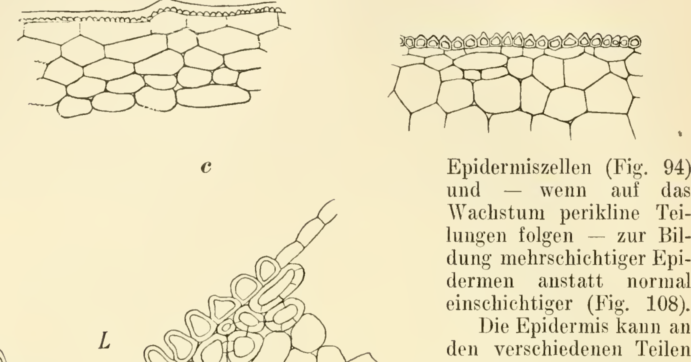
Fig. 106.

Epidermis der Gallen. *a* Epidermis von *Sisymbrium Thalianum*: links normal, rechts abnorm (Stengelgalle des *Ceutorrhynchus atomus*). Die Stomata sind spärlich und bleiben oft unvollkommen. *b* Epidermis von *Potentilla hirta* var. *pedata*: links normal, rechts abnorm (Kokzidengalle), statt gestreckter Zellen erscheinen isodiametrische; Stomata fehlen dem normalen Organ und erscheinen auf den Gallen. Nach Houard[2]).

gewebszellen in Größe und Form und Beschaffenheit des Inhalts recht ähnlich werden. In sehr vielen Fällen sind die Epidermen der Gallen großzelliger als die entsprechenden normalen (vgl. Fig. 106 *a*). Die Differenzierung der Gallenepidermen bleibt, was die Ausbildung der Stomata betrifft, oft zurück (s. u. S. 174). Doch lassen sich auch Beispiele für das entgegengesetzte Verhalten anführen (vgl. Fig. 106 *b*). Epidermiswände mit charakteristisch geformten Zellen und verdickten Wänden und mit starker Kutikula finden wir bei vielen prosoplasmatischen Gallen (vgl. Fig. 107 u. 124). Epidermen mit verholzten Wänden gibt Weidel für die Gallen des *Andricus ostreus* und anderer eichenbewohnender Zynipiden an. —

1) Küster, a. a. O. 1911, 206.
2) Houard, a. a. O. 1903, 156, 277.

Das Dickenwachstum der infizierten Pflanzenteile führt, wenn auch die Epidermis an ihm teilnimmt, zur Bildung palissadenförmig gestreckter



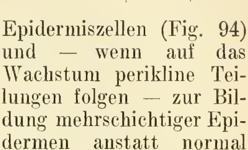


Fig. 107.
Ausbildung einschichtiger Epidermen bei Gallen. *a Pontania salicis* auf *Salix*, *b Dryophanta longiventris* auf *Quercus*, *c Perrisia fraxini* auf *Fraxinus*, *L* Larvenkammer, *St* Steinzellen.

Epidermiszellen (Fig. 94) und — wenn auf das Wachstum perikline Teilungen folgen — zur Bildung mehrschichtiger Epidermen anstatt normal einschichtiger (Fig. 108).

Die Epidermis kann an den verschiedenen Teilen der Gallen verschiedenen Bau aufweisen. Bei Blattgallen, an deren Aufbau die ober- und unterseitige Epidermis des Mutterorganes teilnehmen, können die Epidermen der Ober- und Unterseite sich in ähnlichem Sinne unterscheiden wie unter normalen Verhältnissen; in anderen Fällen können die Unterschiede zwischen beiden auch mehr oder minder vollkommen getilgt erscheinen. Bei Beutel- und Umwallungsgallen kommen die Epidermen der Außen- und Innenfläche unter ungleichartige Entwickungsbedingungen und nehmen dementsprechend auch verschiedenartige histologische Eigenschaften an: die Epidermen der Außenfläche pflegen aus dickwandigen, nicht sonderlich plasmareichen Zellen zu bestehen und kräftige Behaarung zu entwickeln, während die der Innenfläche zartwandiger bleiben, wasser- und plasmareich werden können, relativ schwach kutikularisiert und spärlich oder gar nicht behaart sind. Spezifische Merkmale gewinnt die innere sukkulente Epidermis im allgemeinen nur durch die Bildung charakteristisch geformter Haare (Fig. 118*a*), während für die Kennzeichnung der

derben äußeren neben solchen noch die charakteristische Verdickung der Membranen (Fig. 107*a* u. *b*, 124*a*) und die Stomata in Betracht kommen.

Bei manchen Umwallungsgallen sind die am Eingangsporus gelegenen Epidermiszellen besonders starkwandig; bei der Galle der *Perrisia fraxini* (an Blättern von *Fraxinus excelsior*) sind sie zu allseits stark verdickten Sklereïden geworden, welche eine Verzahnung der sich berührenden Gewebewülste zustande bringen (Fig. 107*c*).

Kutikularepithel im Sinne DAMMS[1]) ist mir nur von einer *Jacquinia*-Galle, deren Erzeuger nicht bestimmt ist, bekannt geworden: die Epidermiszellen, die sehr stark kutikularisiert sind, werden beim fortschreitenden Dickenwachstum der Galle mehr und mehr ausgezogen und zerreißen schließlich; die Kutikularisierung greift dabei auf die unter der Epidermis liegenden Zellenschichten über (Fig. 109)[2]).

Deutlicher Wachsbelag findet sich z. B. bei den Gallen der *Mikiola fagi* (auf Blättern von *Fagus silvatica*).

E

Fig. 108.
Mehrschichtige Epidermis; Galle des *Oligotrophus Lemeei* auf *Ulmus*.

Die bisher geschilderten Epidermen bestehen aus gleichartig entwickelten Zellen; Anomalien ganz anderer Art kommen dann zustande, wenn an der Gallenbildung nur einzelne Epidermiszellen des Wirtes beteiligt sind. Das ist bei vielen *Synchytrium*-Gallen der Fall. Fig. 110 zeigt Querschnitte durch die Blätter von *Draba aizoides*: nach Infektion durch *Synchytrium drabae* sind einzelne Epidermiszellen mächtig herangewachsen; in dem bei *b* gezeigten Falle sind durch Teilung der den Pilzwirtzellen benachbarten Elemente Warzen zustande gekommen, an deren Scheitel die großen Nährzellen liegen[3]).

Auf die Wirkung der Synchytrien wird später noch zurückzukommen sein.

---

1) DAMM, Über den Bau, die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei den Dikotyledonen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1901, **11**, 219).

2) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 235, 236.

3) LÜDI, Beiträge zur Kenntnis der Chytridiazeen (Dissert., Bern 1901, Hedwigia 1910, **40**, 1); vgl. aber auch BALLY (Zytologische Studien an Chytridineen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1912, **50**, 95, 115), der die Abstammung der großen Wirtszellen (Fig. 110*b*) von der Epidermis in Zweifel zieht.

Schließzellen.

Von dem Spaltöffnungsapparat der Gallen gilt, daß die Stomata auf diesen im allgemeinen spärlicher sind als auf entsprechenden normalen Teilen der Wirtspflanze, und daß ihre Schließzellen sehr oft funktionsunfähig werden. Das letztere werden sie dadurch, daß einzelne Zellen des Stoma oder beide Zellen absterben, kollabieren und von den benachbarten Zellen schließlich zu schmalen Membranleisten zusammengedrückt werden — oder indem sie stark heranwachsen, sich halbkreisförmig voneinander abspreizen, wie wir es schon bei Besprechung der hyperhydrischen Gewebe zu schildern hatten (s. o. S. 49) und dabei ihre Fähigkeit zum Schließen verlieren. Derartige ständig geöffnete, einen kreisrunden Porus umrahmende Schließzellenpaare sind bei Gallen der verschiedensten Art anzutreffen. Seltener ist der dritte Modus des Funktionsverlustes, bei welchem die beiden Schließzellen durch das fort-

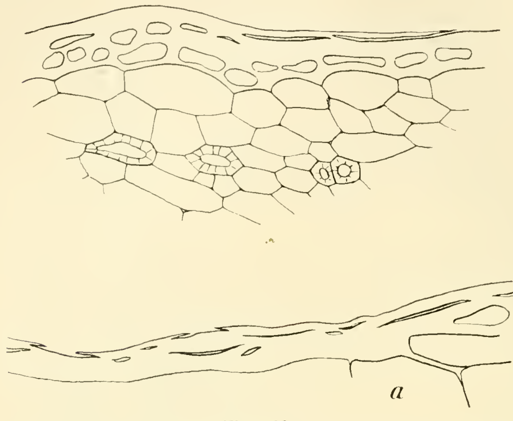


Fig. 109.
Kutikularepithel. Teile aus dem Querschnittsbild der Galle von *Jacquinia Schiedeana* Mez. Die oberflächlichen Zellen zerreißen. Die Wände der tieferen Zellenschichten werden verdickt. Bei *a* ist das Übergreifen der Wandverdickung auf tiefere Gewebelagen veranschaulicht.

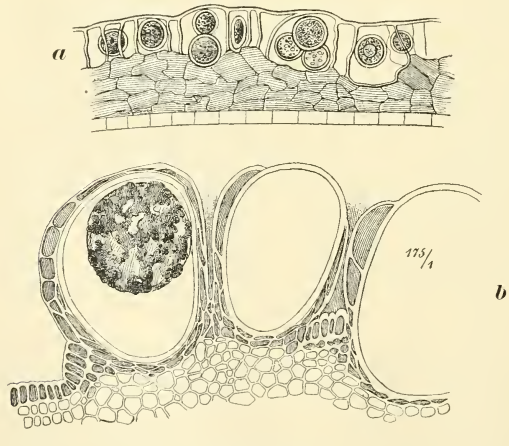


Fig. 110.
Epidermen mit abnorm vergrößerten Zellen. *Synchytrium drabae* auf *Draba aizoides*. Nach Lüdi.

schreitende Wachstum der Galle gewaltsam voneinander abgerissen werden (*Pontania proxima* auf *Salix*, *Ustilago maydis* auf *Zea mays*[1]). Bei den Gallen der *Trioza alacris* schließlich (auf *Laurus nobilis*) werden die Spaltöffnungen der Blattunterseite durch Umwallung seitens der benachbarten Epidermiszellen funktionsunfähig gemacht (Fig. 111); zuweilen bleibt die Umwallung des Stomas unvollkommen — alsdann zeigt sich im Flächenbild über den Spaltöffnungen ein kleiner,

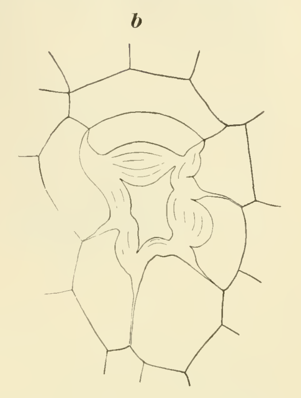


Fig. 111.
Umwallte Spaltöffnungen (*Trioza alacris* auf *Laurus nobilis*). *a* Vollkommene Umwallung (Querschnitt), *b* unvollkommene Umwallung (Flächenschnitt); starke Membranverdickung der den Stomaschacht begrenzenden Epidermispapillen.

von den Papillen der Epidermis gebildeter Schacht, an dessen Grunde bei tiefer Einstellung die Schließzellen wahrnehmbar werden (Fig. 111 *b*).

Störungen in der Entwicklung der Spaltöffnungen führen zu mannigfaltigen Anomalien, die sich auf dem nämlichen Gallenindividuum in bunter Mischung nebeneinander finden können. Bei den Gallen der *Pontania proxima* (auf *Salix*) können aus einer Mutterzelle mehrere Stomata hervorgehen, die bald mit den Längswänden aneinander liegen, bald mit ihren Spalten senkrecht zueinander orientiert sind (Fig. 112), bald durch Epidermiszellen anderer Art voneinander getrennt sein können; entweder beide Zellen des Stoma oder nur eine von ihnen kann Querteilung erfahren, so daß drei- oder vierzellige Spaltöffnungsapparate resultieren. Ganz ähnliche Anomalien hat v. Guttenberg (a. a. O.) für die Gallen des Beulenbrands (*Ustilago maydis*) auf *Zea mays* beschrieben.

Über die geringe Zahl, in welcher die Stomata auf den Gallen erscheinen, kann man sich namentlich in denjenigen Fällen leicht informieren, in welchen sich die Stomata auf deutlich sichtbaren Gewebehöckern finden (*Dryophanta folii* auf *Quercus* u. a.) oder durch anthozyanhaltige Nachbarschaft sich auffällig machen (*Biorrhiza renum* auf *Quercus* u. a.). Die Dichtigkeit der Stomata gehört übrigens nicht immer zu den spezifischen Merkmalen bestimmter Gallenformen: bei den Gallen der bereits erwähnten *Pontania proxima* sind sie zuweilen in ansehnlicher Menge beieinander zu finden, in anderen Fällen nur ganz vereinzelt, so daß eine Galle mit zwei oder drei Spaltöffnungen auszukommen hat; schließlich können die Stomata sogar gänzlich fehlen.

---

1) v. Guttenberg a. a. O. 1905.

Bei den Gallen der *Schizoneura lanuginosa* (auf Blättern von *Ulmus*) finden sich Spaltöffnungen nicht nur auf der der Blattunterseite entsprechenden Innenfläche, sondern auch auf der der Blattoberseite entsprechenden Außenfläche, obwohl die normale Oberseite der Ulmenblätter frei von Spaltöffnungen ist[1]). Ähnliche Beobachtungen machte v. GUTTENBERG (a. a. O.): an der Fruchtinnenwand von *Capsella bursa pastoris* und *Alnus incana* treten nach Infektion durch *Albugo candida* bzw. *Exoascus amentorum* Spaltöffnungen auf, während sie bei normaler Entwicklung jenen Teilen fehlen.

Trichome.

Abnorm kräftige Haarentwicklung spielt bei Gallen der verschiedensten Art eine große Rolle: reich an Haaren sind namentlich die Milbengallen,

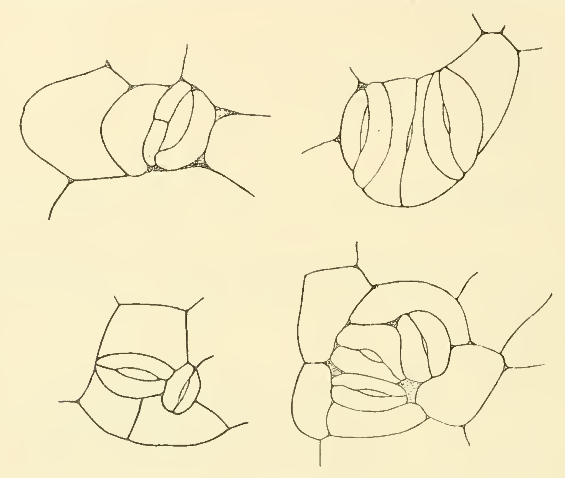


Fig. 112.
Anomalien in der Entwicklung des Spaltöffnungsapparates (*Pontania proxima* auf *Salix*). Schließzellengruppen verschiedener Art; dreizelliges Stoma.

in geringerem Maße die Gallen der Dipteren, Hymenopteren und Aphiden; unter den Mykozezidien zeichnen sich manche *Synchytrium*-Gallen durch Behaarung aus.

Die Haare, welche wir auf den Epidermen der Gallen finden, gleichen entweder im wesentlichen denjenigen, welche auch die entsprechenden normalen Wirtsorgane tragen, so daß der Unterschied in der Behaarung dieser und jener nur in der abnormen Dichtigkeit der Gallenbehaarung liegt (*Aulacidea hieracii* auf *Hieracium umbellatum*, *Eriophyes tristriatus var. erinea* auf *Juglans*[2]) usw.) — oder die normalen Haare werden in irgendeiner Weise durch den Gallenreiz in ihrer Ausgestaltung beeinflußt, so daß sie auch qualitativ von den normalen sich mehr oder minder deutlich

1) FRANK, Krankh. d. Pflanzen 1896, 2. Aufl., **3**, 159, 160.
2) KÜSTER, a. a. O. 1911, 216.

unterscheiden — oder es stellen schließlich die Haare der Gallen Neubildungen dar, d. h. sie entstehen auf Epidermen, die normalerweise kahl sind, oder unterscheiden sich in ihrer Art durchaus von den normalen oder entstehen gar auf den erst während der Gallenbildung sich entwickelnden Epidermen „freier" Gallen (s. o. Fig. 95).



Fig. 113.
Deformation von Trichomen durch Gallenreiz (Filzgalle auf *Phlomis samia*). *a* Querschnitt durch die Blattgalle, *b* normales Haar, *c* deformierte Haare. Nach Rübsaamen.

Beispiele für die Modifikation bestimmter Trichomformen durch den Gallenreiz ließen sich in großer Zahl erbringen. Interessant durch ihre Mannigfaltigkeit in Form und Größe sind die Drüsenhaare auf den von *Perrisia persicariae* infizierten Blättern von *Polygonum persicaria*[1]). Sehr merkwürdig ist die Filzgalle, welche Rübsaamen[2]) auf *Phlomis samia* fand: die Blätter der Wirtspflanze sind ausgebeult und in den Konkavitäten mit dicht gedrängten Büschelhaaren besetzt, deren Fußteil mächtig verlängert ist, so daß die abnormen Haare von den entsprechenden normalen sich ähnlich unterscheiden wie etiolierte Sprosse von normalen (vgl. Fig. 113). Ähnlich wirkt *Eriophyes hippophaënus* auf die Schildhaare von *Hippophaë rhamnoides*.

Große Mannigfaltigkeit lassen diejenigen Haare erkennen, die wir vorhin als Neubildungen bezeichneten.

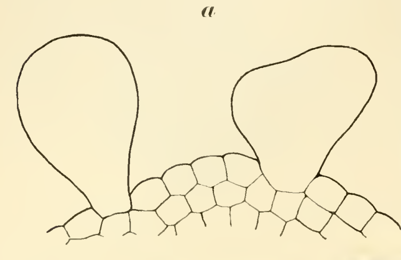
Von dem Wachstum, zu welchem manche Synchytrien die von ihnen infizierten Epidermiszellen ihres Wirtes anzuregen imstande sind, war bereits die Rede: nehmen hauptsächlich die Außenwände der Wirtszellen

1) Küster, a. a. O. 1911, 217.

2) Rübsaamen, Über Zoozezidien von der Balkanhalbinsel (Illustr. Zeitschr. f. Entom. 1900, **5**, 177).

an dem Wachstum teil, so entstehen Papillen oder kräftige Haare der verschiedensten Form.

Synchytrium myosotidis läßt die von ihm infizierten und dauernd bewohnten Epidermiszellen zu plumpen kurzen Haaren werden (Fig. 114 *a*); dichte Rasen erzeugt *S. papillatum* auf *Erodium cicutarium*: die einzelligen Gallen, welche dieser Parasit erzeugt, sind trotz ihres geringen Umfanges komplizierte Gebilde, die auf schlankem Fuß einen stark verbreiterten, gelappten Kopf tragen; ihre Membran ist im allgemeinen dick, hat aber unten eine dünne ringförmige Zone, an der zur Zeit der Reife die Zelle durchbricht, und die Galle sich ablöst[1]) — (vgl. Fig. 114 *b*).



Die folgenden Abbildungen veranschaulichen Neubildung

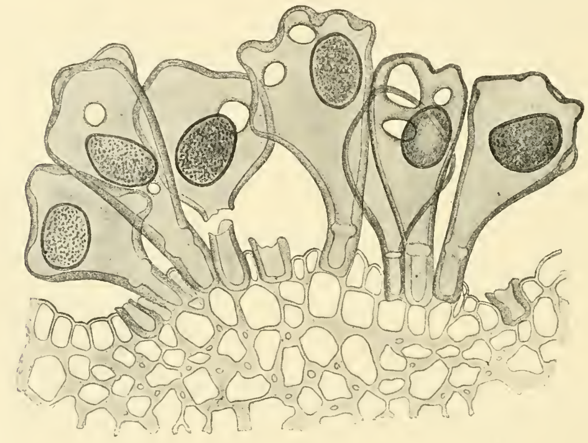


Fig. 114.
Haarbildung nach Pilzinfektion. *a Synchytrium myosotidis* auf *Myosotis*; nach Schröter. *b S. papillatum* auf *Erodium cicutarium*; nach P. Magnus.

charakteristisch geformter Haare nach Infektion durch tierische Parasiten (Eriophyiden).

Erineumgallen mit papillenförmigen Elementen sind selten. Natürlich machen auch die schlauchförmig hypertrophierten Zellen ein papillenähnliches Anfangsstadium durch, auch sieht man am Rand der Erineumrasen das Wachstum der einzelnen Elemente zuweilen auf dem Stadium der

1) Magnus, P., Über *Synchytrium papillatum* Farl. (Ber. d. D. bot. Ges. 1893, **11**, 538).

Papille dauernd verharren, aber nur selten setzen sich ausgebildete Rasen durchweg aus papillenförmigen Elementen zusammen. Ein Beispiel ist in Fig. 115 abgebildet. Bei *a* ist ein Stück des Halmes von *Stipa pennata* dargestellt, der nach Infektion durch *Tarsonemus* seine Epidermiszellen zu kurzen, blasen- oder papillenförmigen Trichomen hat werden lassen[1]).

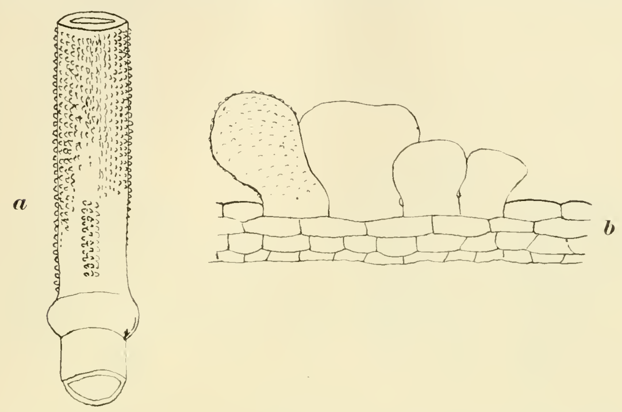


Fig. 115.
Erineumgallen mit papillenförmigen Elementen. *a* Stück eines Halms von *Stipa pennata*, von *Tarsonemus Canestrinii* infiziert, *b* einige Epidermiszellen bei stärkerer Vergrößerung. Nach MASSALONGO.

Ähnliche Papillen erzeugt *Tarsonemus* wohl auch an anderen Gramineen (*Stipa capillata*, *Triticum repens*).

In der Mehrzahl der Fälle bestehen die Erineumrasen aus schlanken, zylindrischen, oben und unten gleich weiten Haaren mit abgerundeter Spitze. Auf den Blättern von *Alnus*, *Tilia*, *Fagus* und anderen Bäumen treten die Rasen ober- oder unterseits, seltener auf korrespondierenden Arealen beider Blattflächen auf (vgl. Fig. 116). Sie bilden außerordentlich dichte Filze, da an der infizierten Blattstelle, wie die Abbildung zeigt, die Epidermiszellen sämtlich oder doch fast sämtlich zu Haaren auswachsen.

Die nichtzylindrischen Haare, wie sie auf Blättern von *Prunus padus*, *Betula*, *Acer* u. a. auftreten, zeigen bei den verschiedenen Erineumgallen verschiedene Formen. Entweder es handelt sich um Haare mit schlankem Fuß, die nach der Spitze zu immer breiter werden und mit einer abgerundeten Spitze enden (Fig. 98), oder um solche mit scharf abgesetztem kugeligem oder walzenförmigem oder mit flachem und pilzhutförmigem Kopfteil (vgl. Fig. 117), oder sie sind an ihrem Kopfteil vertieft und daher becherförmig gestaltet. Macht sich Neigung zur Verzweigung geltend, so entstehen gelappte Formen. Aus sehr seltsamen Haargebilden, die bei ihrer Verzweigung sich traubenartig gliedern und die größte Mannigfaltigkeit untereinander erkennen lassen, besteht ein Erineum der *Alnus*-Arten, das

1) MASSALONGO, Intorno all' acarocecidio della *Stipa pennata* L., causato dal *Tarsonemus Canestrinii* (N. Giorn. Bot. Ital. 1897, N. S., **4**, 103).

auf der Unterseite der Blätter einen krümeligen Belag zustande kommen läßt. In Fig. 117 sind einige Haare dieses Erineums dargestellt. — Im Gegensatz zu den Erineumgallen mit schlanken, zylindrischen Haaren lassen die Formen mit keuligen und pilzhutförmigen Elementen, wie FRANK gezeigt hat[1]), immer nur vereinzelte Epidermiszellen sich hypertrophisch umgestalten. Bei dichtem Stand der Haare berühren sich ihre Köpfe vielfach, platten sich aneinander ab und verzahnen sich mit ihren kurzen Aussackungen ineinander.

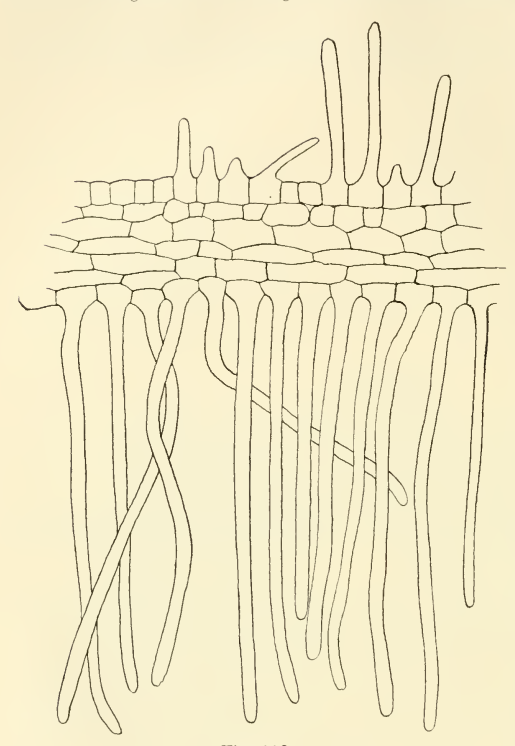


Fig. 116.
Erineumgalle mit zylindrischen Haaren. Querschnitt durch ein erineumtragendes Blatt der Linde, auf beiden Seiten sind die Epidermiszellen zu langen zylindrischen Schläuchen ausgewachsen.

Von ähnlich gestalteten hyperhydrischen Geweben unterscheiden sich die Erineumhaarrasen durch ihren Eiweißreichtum durch, die zuweilen große Zahl ihrer umfänglichen, substanzreichen Kerne[2]) und namentlich durch die derben Zellmembranen.

Die Vakuole der Haarzellen enthält oft roten Farbstoff (*Tilia*, *Alnus* u. a.). Bei *Acer*, *Vitis* u. a. kommen geringe Mengen von Chlorophyll zur Entwicklung. Auffallend sind die keulenförmigen Haare eines Ahornerineums, in welchen große Mengen von Stärkekörnchen zur Ablagerung kommen, oder eine geringere Anzahl vielfach zusammengesetzter Stärkekörner gleich Mosaiksteinen nebeneinander liegen und das Lumen der Zelle füllen; in anderen Haaren derselben Erineumform findet man statt der Stärke

1) FRANK, Krankheiten der Pflanzen 1896, 2. Aufl., **3**, 46.

2) KÜSTER, Über die Gallen der Pflanzen. Neue Resultate und Streitfragen der allgemeinen Zezidologie (ABDERHALDENS Fortschr. d. naturwiss. Forschung 1913, **8**, 115, 134 ff.).

fettes Öl, das in stattlichen Menisken das Haarlumen in Anspruch nimmt oder die ganze Zelle zu einem gefüllten Ölschlauch werden läßt.

Die Verdickung der Membran ist bei den einfachen zylindrischen Formen weniger auffällig, als bei den keulig geschwollenen. Besonders die nach außen gewandten Teile der Haut werden oft sehr dick. Verdickt und getüpfelt sind ferner oft auch die im Gewebeverband der Epidermis befindlichen Seiten- und Innenwände der Epidermiszellen, die zu Erineumschläuchen ausgewachsen sind. Ähnliche Veränderungen treten zuweilen an den Stellen auf, an welchen die Erineumhaare einander berühren: nach Frank können die schlanken Haare des Lindenerineums („*Erineum tiliae*“)



Fig. 117.
Erineumgallen mit keulenförmigen und hutpilzförmigen Haaren von *Alnus latifolia* (*Eriophyes brevitarsus*).

an den Kontaktstellen miteinander verwachsen und korrespondierende Tüpfel ausbilden, ähnlich wie die Thyllen, die innerhalb eines Gefäßlumens sich berühren (S. 80).

Bei Beutel- und Umwallungsgallen ist die Behaarung oft innen und außen verschieden entwickelt; die Unterschiede entsprechen dabei im wesentlichen denjenigen, die bereits vorher bei Schilderung der äußeren und inneren Epidermen zu erwähnen waren.

Fig. 118 *a* zeigt einen Teil des Querschnittes durch eine Galle, bei welcher der Unterschied zwischen den Haaren der Außen- und Innenfläche besonders auffällig ist (*Eriophyes similis* auf *Prunus spinosa*): die Außenseite trägt spitze, borstenartige, dickwandige, plasmaarme Haare, die namentlich am Eingang zum Beutelinnern besonders kräftig entwickelt sein können, während innen kurze, breite, dünnwandige, außerordentlich plasmareiche Haare mit gerundeter Spitze sich finden. Mit Rücksicht auf die Bedeutung dieser Haare für die Ernährung der Gallentiere wollen wir sie als Nährhaare bezeichnen; sie sind bei Milbengallen weit verbreitet.

Charakteristisch gestaltete Haarneubildungen finden sich auch in vielen der von Aphiden oder Dipteren erzeugten Beutel- und Umwallungsgallen; zierliche Drechselformen haben die Haare der Gallen von *Tetraneura compressa* (auf *Ulmus effusa*, vgl. Fig. 118 *b*); ganz kurze dickwandige und unregelmäßig gestaltete entstehen auf der Innenseite der Gallen von *Perrisia ulmariae* (auf *Spiraea ulmaria*[1]) u. dgl. mehr. —

1) Vgl. Küster, a. a. O. 1911, 222.

Die bisher behandelten Trichome erheben sich aus Epidermen, die sich entwicklungsgeschichtlich vom normalen Dermatogen herleiten.

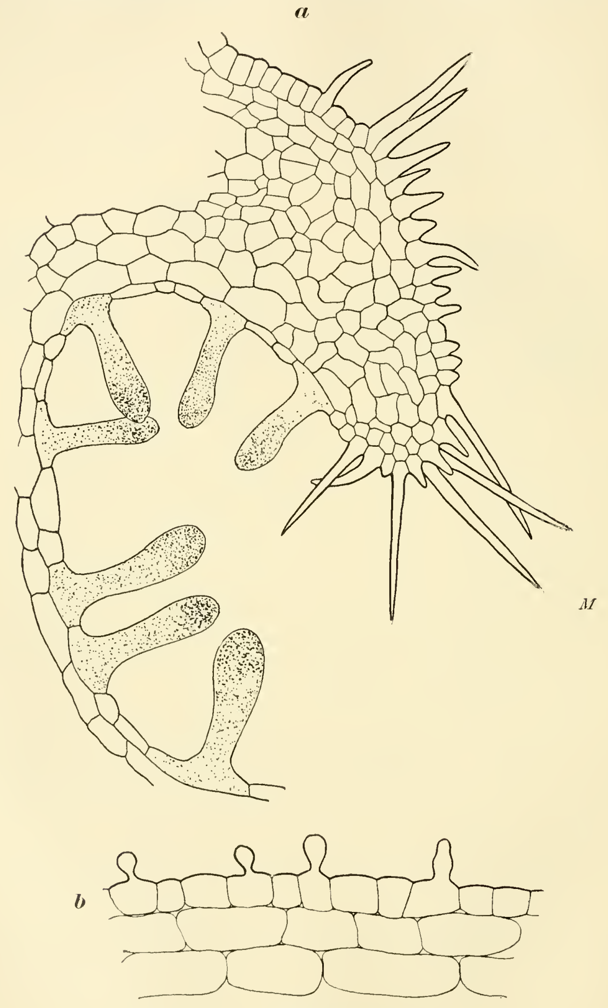


Fig. 118.

Haare aus Beutelgallen. *a Eriophyes similis* auf *Prunus spinosa*; an der Außenseite spitze Borstenhaare, an der Innenseite dünnwandige, gerundete Nährhaare. *M* der Rand des Mündungswalles (vgl. Fig. 105 *c*). *b* Haare von der Innenseite der Galle von *Tetraneura compressa* auf *Ulmus effusa*.

Freie Gallen entwickeln auf ihrer Epidermis nicht nur Stomata, sondern sehr oft auch Haare, die ebenso ihres Ursprungs wie ihrer neuartigen morphologischen Qualitäten wegen als Neubildungen angesprochen werden müssen.

Die Haare der Galle des *Oligotrophus annulipes* (auf *Fagus*) entwickeln sich aus den herangewachsenen segmentierten Palissadenzellen des infizierten Blattes (vgl. Fig. 95)[1]) zu langen einzelligen Gebilden; die Gallen des *Neuroterus lenticularis* (auf *Quercus*) sind mit vielarmigen dickwandigen Sternhaaren, die des *N. numismalis* (auf *Quercus*) mit sensenförmigen oder zweiarmigen, regelmäßig radial gerichteten Haaren (Fig. 119 *a* bis *c*) bedeckt. Drüsenhaare, welche die Oberfläche mancher Gallen mit einer lackartigen Schicht überziehen können, finden sich bei den Produkten des *Cynips calicis*, *C. Mayri* (beide auf *Quercus*) u. a.[2]).

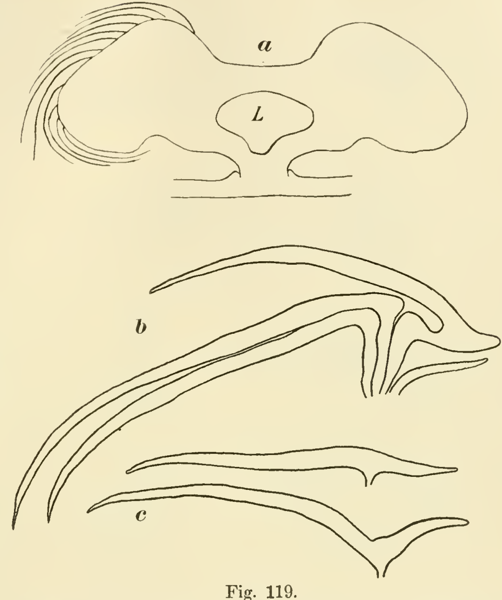


Fig. 119.
Haare einer freien Galle (*Neuroterus numismalis* auf *Quercus*). *a* Querschnitt durch die Galle (*L* Larvenhöhle), *b* und *c* einzelne Haare; bei *b* sensenförmig gebogene, bei *c* zweiarmige Haare verschiedener Art.

b) Grundgewebe.

Das Grundgewebe der Gallen zeigt hinsichtlich seiner Differenzierung alle möglichen Übergänge zwischen völlig homogenen oder nahezu undifferenzierten Gewebemassen (Fig. 93) und reich differenzierten Schichtenfolgen, deren Kompliziertheit das, was den Geweben des normalen Mutterbodens an Differenzierungen erreichbar ist, bei weitem hinter sich läßt. Voluminöse Massivs unvollkommen differenzierten oder völlig undifferenzierten Gewebes finden wir namentlich bei den Pilz-[3]) und überhaupt bei

1) Vgl. Küster, a. a. O. 1911, 223.

2) Vgl. Trotter, Contributo alla conoscenza del sistema secretore in alcuni tessuti prosoplastici (Ann. di bot. 1903, **1**).

3) Vgl. besonders Woronin, *Exobasidium vaccinii* (Verh. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br. 1867, **4**, 397; Wakker, Untersuchungen über den Einfluß parasitischer

vielen kataplasmatischen Gallen; durch die Mannigfaltigkeit ihrer wohldifferenzierten Schichten übertreffen die durch Dickenwachstum entstandenen prosoplasmatischen Gallen die durch Flächenwachstum entstandenen — und die von den Zynipiden erzeugten Lysenchymgallen alle anderen.

Eine Beschränkung in der Ausbildung der Gallengrundgewebe liegt andererseits darin, daß sie fast durchweg parenchymatisch sind; prosenchymatische Elemente sind nur für ganz wenige Gallen bisher bekannt.

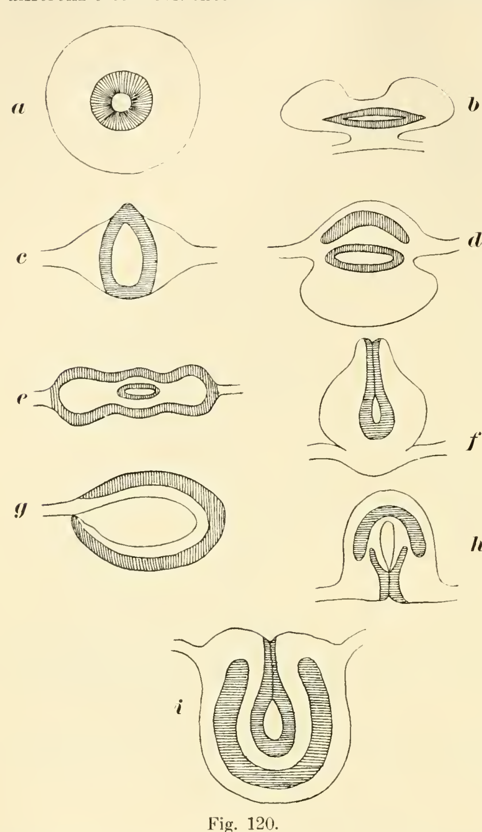


Fig. 120.

Formentypen der mechanischen Gewebe der Gallen. Schematisiert; die dickwandigen Gewebe sind durch Schraffierung kenntlich gemacht. — *a* Kugelgallen (*Dryophanta folii* auf *Quercus*). *b* Linsengalle (*Neuroterus numismalis* auf *Quercus*). *c* Galle des *Oligotrophus Reaumurianus* auf *Tilia*. *d* Galle der *Arnoldia cerris* auf *Qu. cerris*. *e* Unbestimmte Galle einer *Banisteria* sp. *f* Umwallungsgalle (*Oligotrophus corni* auf *Cornus*). *g* Blattrandrollung des *Pemphigus semilunarius* auf *Pistacia*. *h* Galle der *Harmandia globuli* auf *Populus tremula*. *i* Galle der *Perrisia fraxini* auf *Fraxinus*.

Mechanische Gewebe.

Mechanische, d. h. dickwandige Zellen, deren Wände die Holzreaktionen geben, sind bei den durch Dickenwachstum entstandenen prosoplasmatischen Gallen weit verbreitet; sie fehlen den Filzgallen, den „Pocken" des Birnbaums, den einheimischen, durch Flächenwachstum entstehenden Beutelgallen, den meisten Blattrandrollungen, ferner den Spirallockengallen des *Pemphigus spirothece* und den Produkten anderer *Pemphigus*-Arten (auf *Populus*), den *Pontania*-Gallen (auf *Salix*), den Gallen der *Pediaspis aceris* (auf *Acer*) u. a. Die

Pilze auf ihre Nährpflanze. Versuch einer pathologischen Anatomie der Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, **24**, 499); Fentzling, Morphologische und anatomische Untersuchungen der Veränderungen, welche bei einigen Pflanzen durch Rostpilze hervor-

Mykozezidien sind stets frei von mechanischem Gewebe, nur die Galle der *Ustilago grewiae* macht eine Ausnahme[1]).

Die Verteilung des mechanischen Gewebes im Gewebekörper der Gallen folgt verschiedenen Typen und läßt den Unterschied zwischen dorsiventralen und radiären Gallen oft sehr deutlich werden.

Für diese wie für jene gilt, daß überall da, wo mechanische Zellen zu einem zusammenhängenden mechanischen Mantel sich vereinigen, dieser die Gallentiere mehr oder minder vollkommen umhüllt.

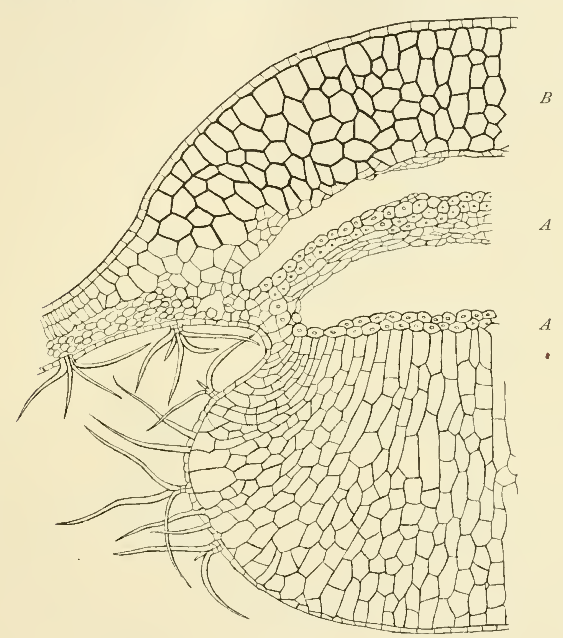


Fig. 121.
Doppelter mechanischer Mantel. Querschnitt durch die Galle von *Arnoldia cerris* (halb). *A A* innerer mechanischer Mantel, *B* äußerer mechanischer Mantel; unter diesem großer Interzellularraum.

Von der mechanischen Gewebeplatte, welche auf der Unterseite der Gallen des *Oligotrophus annulipes* (auf *Fagus*) sich entwickelt und die jugendlichen Stadien der Gallen deutlich dorsiventral macht, war schon oben

gerufen werden (Dissertation, Freiberg i. Br. 1892); Peglion, Studi anatom. di alcune ipertrofie indotte dal *Cystopus candidus* in alcuni organi di *Raphanus raphanistrum* (Riv. pat. veg. 1892, **1**, 265); Strohmeyer, O., Anatomische Untersuchungen der durch Ustilagineen hervorgerufenen Mißbildungen (Dissertation, Erlangen 1896); Géneau de Lamarlière, Sur la mycocécidies du *Roestelia* (Rev. gén. de Bot. 1898, **10**, 225); v. Guttenberg, a. a. O. 1905.

1) Nach Trotter, Sulla struttura istologica di un micocecidio prosoplastico (Malpighia 1905, **19**).

die Rede (vgl. Fig. 95). Dorsiventralen Bau haben die mit mechanischem Gewebe ausgestatteten Gallen des *Pemphigus semilunarius* auf *Pistacia* (Fig. 120 *g*) u. a.

Bei typisch radiär gebauten Gallen schließt das gesamte mechanische Gewebsmaterial meist zu einer hohlkugelähnlichen oder anders gestalteten, die Larvenhöhle umgebenden Schicht zusammen, deren Form im wesentlichen die der Galle wiederholt (Fig. 120 *a*, *b*, *e* u. a.).

Entweder der mechanische Mantel liegt nahe an der Oberfläche der Gallen, von der ihn nur eine oder wenige Zellenlagen trennen — oder verhältnismäßig tief und von vielen Schichten weichen Parenchyms überlagert.

Fälle, in welchen zwei konzentrisch gelagerte mechanische Mäntel die Larvenhöhle umschalen (Fig. 120 *e* und *i*), sind gar nicht selten. Von

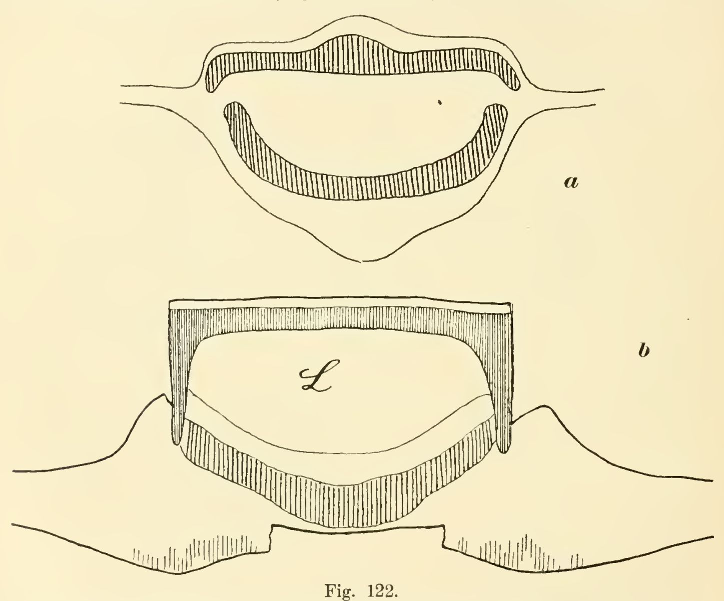


Fig. 122.
Öffnungsmechanismen der Gallen. *a* Blattgalle auf *Parinarium obtusifolium*, *b* Blattgalle einer Anherstiee. *L* Larvenkammer.

ihnen ist der äußere zuweilen unvollständig und nur als kalottenähnliches Gewebemassiv entwickelt (Fig. 120 *d* und 121).

Schließlich kann der mechanische Mantel seine Kontinuität verlieren und in zwei getrennten Stücken die Larvenhöhle umgeben (Fig. 120 *h*); Fälle dieser Art verdienen namentlich dann unser besonderes Interesse, wenn die Doppelteiligkeit der mechanischen Gewebemäntel mit dem späteren spontanen Öffnen der Gallen zusammenhängt. Ein solches wird in vielen Fällen[1]) durch Wasserverlust und Schrumpfen der Gallengewebe eingeleitet,

1) Küster, a. a. O. 1911, 360.

dem die sklerotischen Gewebe weniger ausgesetzt sind als die wasserreicheren, weichen Parenchymlagen; die ungleiche Schrumpfung führt zu Spannung und Zerreißungen.

Die beiden — nicht näher bestimmbaren — Gallen, welche Fig. 122 darstellt, öffnen sich, indem die oberen deckelartigen Teile des mechanischen Mantels sich von dem unteren trennen; die dorsiventrale Ausbildung der Gallengewebe ist in beiden Fällen besonders deutlich.

Auch bei der Galle von *Mikiola fagi* (auf *Fagus*) bestehen Beziehungen zwischen den mechanischen Geweben und der spontanen Öffnung; an der Basis der Galle bleibt eine zartwandige Trennungszone erhalten; zur Zeit der Reife löst sich der obere helmartige Teil der Galle ab (vgl. Fig. 102).

Fig. 123 zeigt, in welcher Weise auch kohärente mechanische Gewebemäntel der Gallen bei der Reifung zu Bewegungsvorgängen Anlaß geben können; die Gallen von *Oligotrophus Reaumurianus* (auf *Tilia*) lassen zur

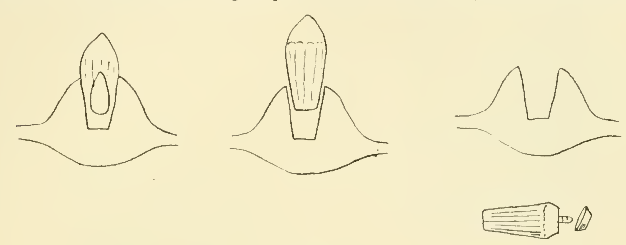


Fig. 123.
Loslösung und Ausfallen des harten Gallenkerns (*Oligotrophus Reaumurianus* auf *Tilia*). Nach KERNER.

Zeit der Reife ihren harten inneren Kern (vgl. Fig. 120 *c*) aus dem äußeren weichen Gewebe herausspringen. Später nagt das Gallentier eine ringförmige Fuge in den Gallenkern ein und stößt den oberen Teil wie einen Deckel ab.

Die Zellen der mechanischen Gewebe sind, wie aus dem oben Gesagten bereits hervorgeht, stets parenchymatisch; ihre Form variiert wenig, da immer dieselben polyedrischen oder kurz palissadenförmigen Zellen sich wiederholen[2]). Sind zwei mechanische Mäntel vorhanden, so besteht der äußere oft aus größeren, weniger stark verdickten Zellen als der innere (*Arnoldia cerris* auf *Quercus cerris*; Fig. 121).

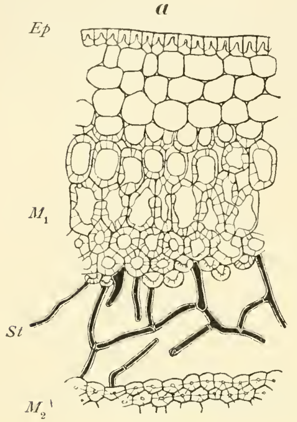
Sehr weit verbreitet — namentlich bei Zynipidengallen — ist die Erscheinung, daß die mechanischen Zellen auf einer Seite besonders stark verdickt sind; das Lumen behält dabei seine kreisrunde Querschnittsform: in den Gallen des *Neuroterus lenticularis* u. a. (auf *Quercus*) sind die Steinzellen nur auf den der Larvenhöhle abgewandten Seiten stark verdickt, während bei den Produkten der *Dryophanta longiventris* u. a. (ebenfalls auf *Quercus*) umgekehrt die der Larvenhöhle zugewandten Teile besonders dickwandig werden. Ähnliche Unterschiede werden bei den unmittelbar unter der Epidermis liegenden dickwandigen Zellen wahrgenommen: bei

1) KERNER, Pflanzenleben 1898, **2**, 484.

2) Zahlreiche Einzelheiten über die mechanischen Zellen der Zynipidengallen bei WEIDEL, a. a. O. 1911.

Dryophanta dioisa sind die Außenwände besonders dick, bei *Dr. disticha* (beide auf *Quercus*) sind es die Innenwände. Einseitige Wandverdickungen und flaschenförmige Zellenlumina sind an dem in Fig. 124*a* dargestellten Fall erkennbar. Hufeisenförmige Verdickungen wechselnder Orientierung sind in den Gallen des Dipteron *Rhabdophaga salicis* (auf *Salix caprea*[1]) in sehr mannigfaltiger Ausbildung zu finden.

Bei den Linsengallen der Eichen machen, wie Weidel a. a. O. gezeigt hat, die Steinzellen während der späteren Entwicklungsstadien der Gallen sekundäre Veränderungen durch, indem sie sich entholzen, ihre Verdickungsschichten lösen und als dünnwandige, nunmehr mit Stärke, Fett und Eiweiß sich füllende Zellen den weiter unten geschilderten stoffspeichernden Parenchymelementen ähnlich werden; während diese Veränderungen innen am mechanischen Mantel sich abspielen, wird dieser außen durch Sklerose von Zellen, die bis dahin dünnwandig waren, wieder ergänzt. —



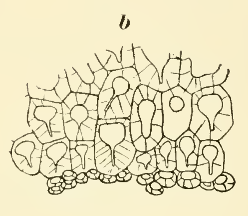


Fig. 124.

Verschiedenartige Ausbildung der mechanischen Zellen in Gallen. Querschnitte durch (nicht bestimmte) Zynipidengallen von *Quercus Wislizeni*. *a* Zwischen den beiden mechanischen Mänteln M_1 und M_2 eine lockere Schicht stärkereicher Zellen (*St*). *Ep* Epidermis mit charakteristisch verdickten Außenwänden. *b* Unten hufeisenförmig verdickte, weiter oben Zellen mit flaschenförmigem Lumen.

Nicht nur bei den Produkten verschiedenartiger Gallentiere, sondern auch beim Vergleich der einzelnen Schichten, aus welchen der mechanische Mantel der nämlichen Galle sich aufbaut, machen sich bei den mechanischen Zellen sehr auffällige Unterschiede in der Art der Wandverdickung bemerkbar: auf Schichten mit allseits gleichstark verdickten Steinzellen folgen solche mit hufeisenförmiger Verdickung oder solche mit flaschenförmigem Lumen, wie Fig. 124 zu erkennen gestattet.

Schwach kollenchymatisch verdickte Parenchymzellen sind bei Gallen nicht selten, namentlich in den unmittelbar unter der Epidermis liegenden Schichten. Parenchymatisches Kollenchym wird für die Gallen der *Cynips Kollari* auf *Quercus* angegeben.

* * *

1) Küster, a. a. O. 1911, 231.

Außer den dickwandigen Parenchymzellen geben in vielen Gallen noch die Membranen anderer Zellen mit Salzsäure und Phlorogluzin deutliche Rotfärbung; gar nicht selten handelt es sich dabei um auffallend dünnwandige Elemente; auch Kollenchymgewebe (*Cynips Kollari* [s. o.]) kann diese Reaktion geben. Diese mit HCl und Phlorogluzin sich rötenden Zellen pflegen in ganz unregelmäßig gestalteten Gruppen beieinander zu liegen (*Andricus testaceipes* auf *Quercus* u. v. a.) und fallen überdies dadurch auf, daß viele — am Rand der Gruppen liegende — Zellen nur stellenweise, d. h. nur an den dem Zentrum der Gruppe zugewandten Teilen der Membranen die Rotfärbung geben. Fig. 125 zeigt den Querschnitt durch eine auf *Nerium*

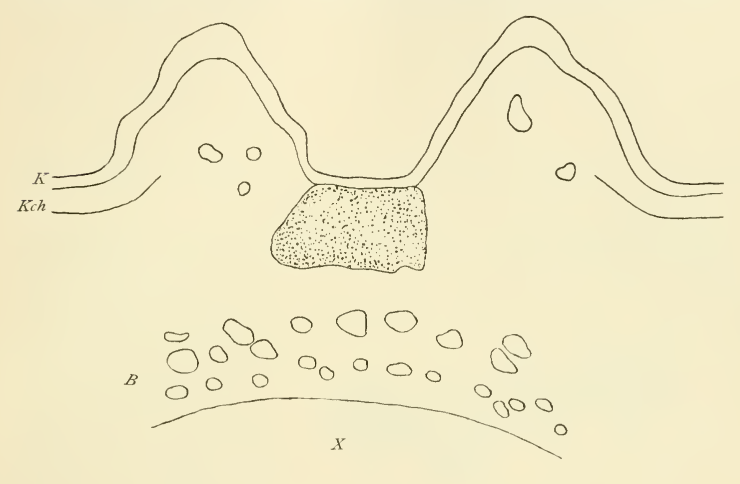


Fig. 125.
Verholzte und mit Wundgummi imprägnierte Membranen. Querschnitt durch eine Zweiggalle von *Nerium oleander*. *X* Holz, *B* Bastfasern, *K* Kork, *Kch* Kollenchym; seine inneren Grenzen sind auf der Figur angedeutet. Das Massiv von Zellen, deren Membranen verholzt sind, sind durch Punktierung kenntlich gemacht; links und rechts von ihnen Steinzellgruppen.

oleander auftretende, vermutlich von einer Kokzide erzeugten Galle: unmittelbar unter dem oberflächlich inmitten eines Ringwulstes lebenden Parasiten findet sich ein ansehnlicher, unregelmäßig gestalteter Block von Zellen, deren Wände sich wie verholzte verhalten; im übrigen gleichen die Zellen durchaus den entsprechenden normalen Kollenchym- und Parenchymzellen; echte Steinzellen liegen in dem weichen Gewebe des Umwallungswulstes eingebettet. Es muß fraglich erscheinen, ob alle mit Phlorogluzin und Salzsäure sich rotfärbenden Membranen der Gallengewebe für verholzte anzusprechen sind; möglicherweise handelt es sich wenigstens bei den dünnwandigen und den kollenchymatischen oft um solche, die mit Wundgummi imprägniert sind; der Vergleich zwischen Gallen- und Wundgeweben legt diesen Gedanken nahe. Auf die bemerkenswerte Erscheinung,

daß auch in den letzteren selbst die Wände des Kollenchyms die Reaktionen verholzter Membranen geben können, ist schon oben (S. 117 ff.) aufmerksam gemacht worden.

Stoffspeichernde Gewebe.

Im allgemeinen bestehen die Gallen aus sehr stoffreichen Zellen; von stoffspeicherndem Gewebe wollen wir vor allem dann sprechen, wenn ein besonders reicher Gehalt der Zellen an Stärke, Eiweiß oder Fett bei der mikroskopischen Untersuchung wahrnehmbar wird, und namentlich wenn besondere Schichten des Gallengewebes durch besonderen Reichtum an genannten Stoffen von anderen sich unterscheiden.

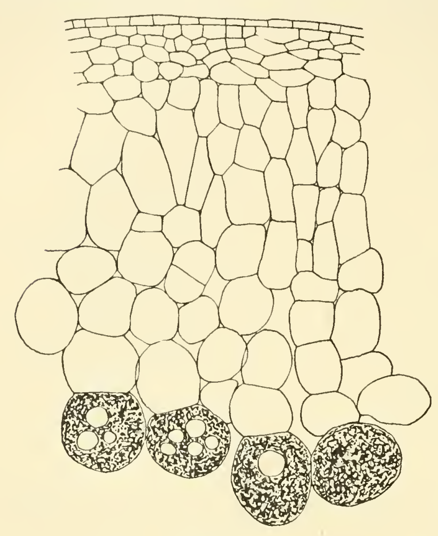


Fig. 126.
Stoffspeicherndes Gewebe. Querschnitt durch die Ahorngalle von *Pediaspis aceris*. Die innersten Zellen enthalten dichtes, trübes Plasma und zahlreiche Fetttröpfchen. In einigen sind helle Vakuolen sichtbar.

Von stoffspeichernden Elementen der Epidermen war schon vorhin (S. 181) die Rede; stoffspeicherndes Grundgewebe ist bei Gallen der verschiedensten Erzeuger weit verbreitet.

Ähnlich wie in dem in Fig. 126 dargestellten Falle handelt es sich im allgemeinen um lockeres, aus kugligen Elementen bestehendes Parenchym; selten ist das Auftreten langgestreckter, schlauchförmiger Speicherzellen, wie sie in Fig. 124 *a* dargestellt sind. In den Gallen der Pontanien (auf *Salix*) bildet das stoffreiche Parenchym eine dichte kallusähnliche Masse rings um die Larvenhöhle.

Ist ein mechanischer Mantel in den Gallen vorhanden, so können außerhalb und innerhalb von ihm stoffspeichernde Gewebe liegen; die Zellen des inneren stoffspeichernden Gewebemantels enthalten vorzugsweise Fett und Eiweiß, die des äußeren vorzugsweise Stärke.

Von der Veränderung dickwandiger Zellen in dünnwandige inhaltsreiche war bereits zu sprechen (S. 188).

Assimilationsgewebe.

Der Chlorophyllgehalt der Gallen ist meist ein geringer; blaßgrünes Aussehen ist bei den histioiden Gallen das übliche. Frisch grüne oder dunkelgrüne Formen sind sehr viel seltener. Ungewöhnlichen Reichtum an wohl-

entwickelten Chloroplasten haben die inneren Gewebeschichten der Gallen von *Pontania proxima* (auf *Salix*) aufzuweisen.

In den kleinen Beutelgallen des *Eriophyes macrorrhynchus* (auf Blättern des *Acer pseudoplatanus*, Fig. 127) findet man unmittelbar unter der inneren Epi-

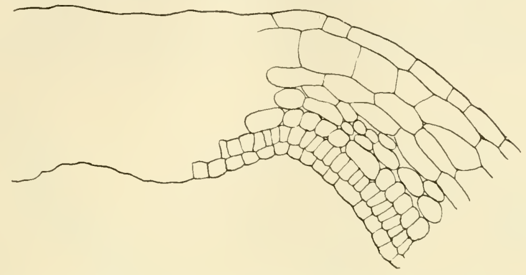


Fig. 127.
Palissadengewebe auf der Blattunterseite. Teil des Querschnittes durch die Beutelgalle des *Eriophyes macrorrhynchus* (auf *Acer pseudo-platanus*).

dermis oft eine Lage von Zellen, die durch ihre Palissadenform den typischen Assimilationszellen gleichen, aber nicht sonderlich chlorophyllreich sind[1]).

Sektorial panaschierte Gallen (*Cynips Kollari*) beobachteten de Vries und Leeuwen-Rijnvaan auf panaschierten Eichen[2]).

Sternparenchym.

Im allgemeinen sind alle Grundgewebsanteile der Gallen von großen oder doch wenigstens leicht wahrnehmbaren Interzellularräumen durchsetzt.

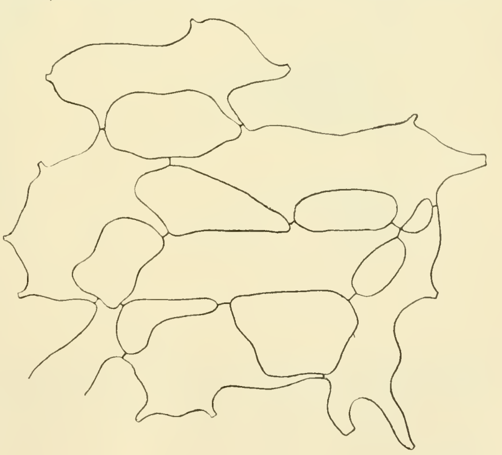


Fig. 128.
Sternparenchym; *Cynips Kollari* auf *Quercus*.

Besonders reich an solchen sind die durch ihr geringes spezifisches Gewicht auffallenden „schwammigen" Gallen mancher eichenbewohnender Zynipiden (*Dryophanta folii*, *Biorrhiza pallida* u. a.), deren äußere Grundgewebsschichten aus mehr oder minder

1) Küster, a. a. O. 1911, 233.
2) de Vries, Mutationstheorie 1901, **1**, 600; Leeuwen-Rijnvaan, Variegated galls of *Cynips Kollari* Hartig (Marcellia 1906, **5**, 81).

langgestreckten und sternförmig ausgezogenen Zellen bestehen; die Arme, mit welchen die Zellen in Kontakt miteinander bleiben, sind bald kurz-, bald langgestreckt und mannigfaltig gestaltet (Fig. 128).

Sekretorgane. Kristalle. Anthozyan.

Über die Sekretorgane im Grundgewebe der Gallen läßt sich nichts allgemein Gültiges sagen: entweder sie lassen keine nennenswerten Unter-

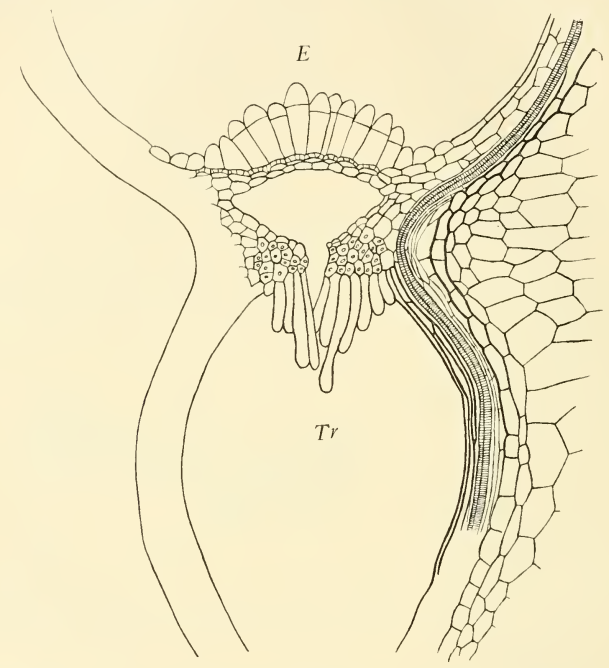


Fig. 129.
Grundgewebsdrüse. Längsschnitt durch eine Zynipidengalle von *Quercus Wislizeni*, die drei Hohlräume umschließt. Bei *E* ein drüsenähnliches Gebilde, darunter eine Schicht halbseitig verdickter Zellen, *Tr* dickwandige Trichome.

schiede gegenüber den der normalen Teile des Wirtes erkennen (*Trioza alacris* auf *Laurus*) — oder sie erscheinen in abnormer Fülle (Harzgänge in den Gallen des *Pemphigus cornicularius* auf *Pistacia* und ähnliches). Schließlich kann auch die Bildung der Sekretorgane unterdrückt werden: manche Gallen[1]) des *Eucalyptus globulus* fand ich völlig frei von Öllücken, andere Gallenformen derselben Wirtspflanze sehr reich an solchen. Dafür, daß auch ganz neuartige Drüsen, die von den normalen Teilen des Wirtes her nicht

1) Nähere Bestimmung des Exsikkatenmaterials war nicht möglich.

bekannt sind, im Grundgewebe ebenso wie an der Epidermis (s. o. S. 183) der Gallen auftreten können, spricht das in einer (nicht bestimmbaren) amerikanischen Eichengalle gefundene Drüsengebilde (Fig. 129). —

Die qualitativen Abweichungen der in Gallen gefundenen Sekretorgane von den entsprechenden normalen scheinen im allgemeinen, soweit bisher untersucht, nicht erheblich zu sein. Die Epithelzellen der Gallenharzgänge können sich vielfach teilen. Harzgänge, deren Lumina von

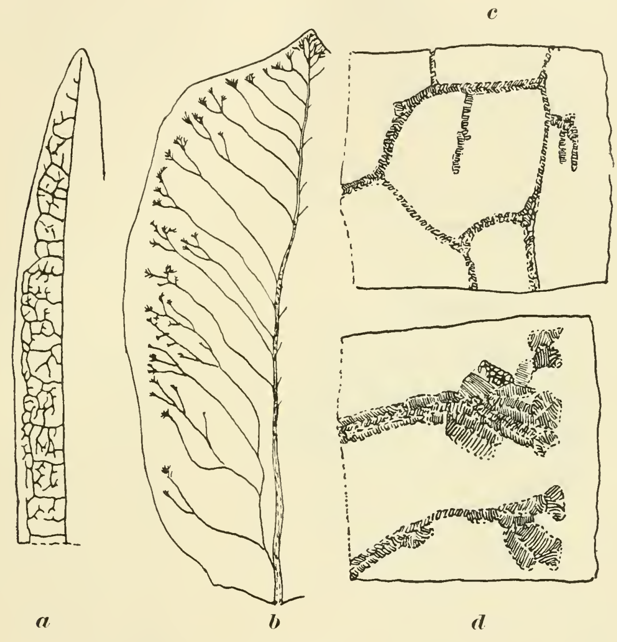


Fig. 130.
Unvollkommene Gefäßbündelentwicklung unter dem Einfluß von Parasiten (*Perrisia capitigena* auf *Euphorbia cyparissias*). *a* und *b* Bündelverlauf auf der normalen (*a*) und abnormen (*b*) Spreite; normale (*c*) und abnorme (*d*) Bündelendigung bei stärkerer Vergrößerung. Nach Houard.

proliferierendem Parenchym erfüllt waren, fand Houard[1]) in den Gallen des *Eriophyes pini* (auf *Pinus silvestris*).

Kalziumoxalatkristalle pflegen im Gallengewebe weniger reichlich zu erscheinen als in den normalen Organen.

Bei manchen Gallen ist die Verteilung der Kristalle eine charakteristische. In den Gallen der *Perrisia ulmariae* (auf *Spiraea ulmaria*) sind die unter der inneren Epidermis liegenden Grundgewebszellen sehr kristallreich. In den Gallen der *Mikiola fagi* (auf *Fagus*) liegen die kristallführenden

1) Houard, a. a. O. 1903, 193.

Elemente an der Grenze zwischen dem kleinzelligen inneren und dem großzelligen äußeren Gewebe der Gallen; sie sind durch sehr zarte Querwände vielfach septiert, in jedem Fach liegt ein kleiner Einzelkristall.

Anthozyan ist im Grundgewebe der Gallen ebenso verbreitet wie in den Epidermen.

c) Primäre Gefäßbündel.

Gefäßbündel, die durch Gallenreiz in ihrer Entwicklung beeinflußt werden, unterscheiden sich von normalen darin, daß sich ihre trachealen Elemente schwächer ausbilden als bei diesen und die parenchymatischen Anteile — auch die zwischen den Bündeln liegenden Markstrahlen — besonders kräftig entwickeln.

Hemmung in der Ausbildung des Gefäßbündelsystems führt weiterhin zur Weitmaschigkeit des die Dikotylenblätter speisenden Bündelnetzes. Fig. 130 *a* und *b* gestattet den Vergleich zwischen einem normalen Blatt der *Euphorbia cyparissias* und dem durch *Perrisia capitigena* veränderten; dem letzteren fehlen die randläufigen Verbindungen und überhaupt die Anastomosen[1]), die Enden der Gefäßbündel sind bei dem abnormen Blatt „gänsefußähnlich“ verbreitert, bei dem normalen schlank und spitz (Fig. 130 *c* und *d*).

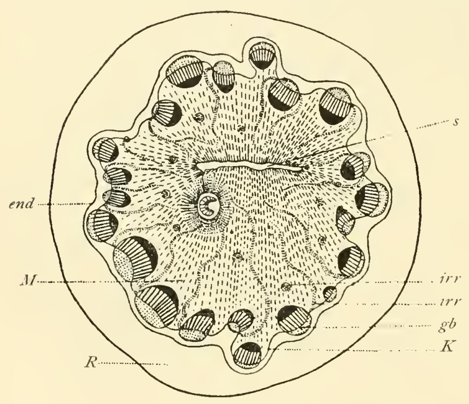


Fig. 131.
Gefäßbündel der Galle der *Aulacidea hieracii* auf *Hieracium umbellatum*. *R* Rinde, *end* Endodermis, *K* Kambium, *gb* Gefäßbündel, *M* hyperplastisch verändertes Mark, *s* Eihöhle, *irr* „faisceaux d'irrigation“. Nach HOUARD.

Entstehen nach der Infektion durch den gallenerzeugenden Parasiten umfangreiche Wucherungen, so werden in diesen neue Gefäßbündel entwickelt, die mit den normalen des Mutterbodens irgendwie in Zusammenhang stehen. Die neugebildeten Stränge entstehen wie die normalen aus prokambialen Zellenzügen oder, soweit es sich um tracheale Elemente handelt, durch unmittelbare Verwandlung dünnwandiger Parenchymzellen zu tracheal verdickten.

Für den Verlauf der bei der Gallenbildung neu entstehenden Gefäßbündel gibt Fig. 131 ein Beispiel: in dem Parenchym, das die Stengel des *Hieracium umbellatum* nach Infektion durch *Aulacidca hieracii* produzieren, bilden sich zahlreiche neue Bündel, die an die normalen der infizierten

1) HOUARD, Recherches anatomiques sur les galles de tiges: acrocécidies (Ann. sc. nat. bot. 1904, sér. 8, **20**, 289, 330).

Achse anschließen und in der Richtung zum Gallentier hin verlaufen (HOUARDS *faisceaux d'irrigation*[1]).

Die histologische Zusammensetzung und die Orientierung der Bündel gleichen im allgemeinen der normalen. Die Bündel sind kollateral; ihr Xylem ist dem Galleninnern, das Phloem der Oberfläche der Gallen zugewandt. Umgekehrte Orientierung fand BEYERINCK in den Gallen des *Andricus Malpighii*, hadrozentrisch konzentrische Bündel in den von *Trigonaspis megaptera* und *Andricus albopunctatus*. In den Gallen der *Ustilago maydis* (auf *Zea mays*) fand v. GUTTENBERG zahlreiche Bündel, die lediglich aus Phloemelementen bestanden[2]).

Den doppelten Gefäßbündelring der Galle des *Pemphigus corniculacius* (auf *Pistacia*) hat COURCHET[3]) durch eigenartige Faltungs- und Verwachsungsvorgänge erklären können.

d) Sekundäre Gewebe.

Die sekundären Gewebe, welche am Aufbau der Gallen teilnehmen, stellen entweder Produkte der normalen Kambien oder die neugebildeter Meristeme dar. Ferner kann durch den vom Parasiten ausgehenden Reiz das bereits vorhandene sekundäre Gewebe zu Zellenteilungen angeregt werden, und das neuentstehende Material den Charakter der normalen sekundären Gewebe annehmen. —

Die Tätigkeit des normalen zwischen Xylem und Phloem liegenden Kambiums wird durch den Gallenreiz gewöhnlich in der Weise beeinflußt, daß die Zellenproduktion reichlicher erfolgt als unter normalen Verhältnissen; die bei der Gallenbildung produzierten Zellen haben durchweg oder in höherer Anzahl als im entsprechenden normalen Gewebe parenchymatischen Charakter.

Die Übereinstimmung zwischen Gallenholz und Wundholz ist eine vollständige und noch in Einzelheiten wie den oben eingehend geschilderten Faserknäueln nachzuweisen (*Myzoxylus laniger* auf *Pirus communis*, *Gypsonoma aceriana* auf *Populus alba* usw.[4])).

Fig. 132 zeigt, wie stark nach der Galleninfektion die Produktion sekundären Xylems und Phloems gesteigert werden und in welcher Weise sich das Massenverhältnis zwischen Rinde und Holz an der Infektionsstelle von dem normalen unterscheiden kann: während an normalen Stellen die Xylemmassen mächtiger sind als die Phloemschichten, ist an der Infektionsstelle — der Gallenerzeuger liegt in der Rinde — das Phloem üppiger geworden als das Holz; letzteres hat unmittelbar unter dem Gallentier eine sattelförmige Einsenkung, weil an eben jener, dem Zezidozoon besonders nahe liegenden Stelle die abnorme Xylemproduktion nicht so reichlich erfolgt ist, wie in einigem Abstand von jenem. Gleiche Verhältnisse finden sich bei zahlreichen anderen Gallen.

---

1) HOUARD, Recherches anatomiques sur les galles de tiges: pleurocécidies (Bull. scientif. de la France et de la Belgique 1903, **38**, 294).
2) v. GUTTENBERG, a. a. O. 1905, 34 ff.
3) COURCHET, Étude sur les galles produites par les aphidiens. Montpellier 1879.
4) Abbildung für die letztere bei HOUARD, a. a. O. 1903, 357.

Die abnorm starke Förderung der parenchymatischen Anteile kennzeichnet die sekundären Gewebe der Pilzgallen ebenso wie die der Zoozezidien, sie macht sich im Holz ebenso bemerkbar wie in der Rinde.

Die Vermehrung der parenchymatischen Elemente kann dadurch zustande kommen, daß hier und da jugendliche Derivate des Kambiums anstatt zu prosenchymatischen Xylemelementen heranzuwachsen, sich segmentieren und Gruppen parenchymatischer Zellen liefern — oder daß die Zellen des Kambiums selbst sich querteilen und bei weiteren Teilungen parenchymatische Produkte entstehen lassen; entweder verändern sich nur hier und da die Kambiumzellen in der besagten Weise, so daß die Markstrahlen verbreitert werden, und ihre Zahl vermehrt erscheint, oder an der ganzen Infektionsstelle tritt die Segmentierung der Zellen ein, so daß umfangreiche, zusammenhängende Massen parenchymatischen Holzes entstehen.

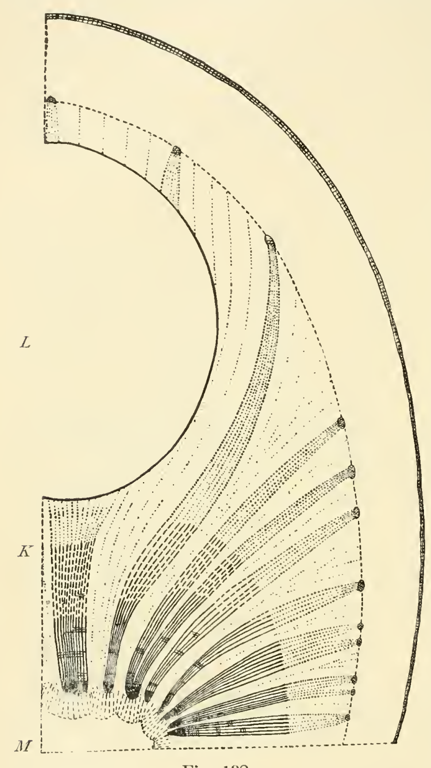


Fig. 132.
Förderung der sekundären Gewebebildung (*Ceutorrhynchus pleurostigma* auf *Brassica oleracea*). *M* Mark, *K* Kambium, *L* Larvenhöhle. Nach HOUARD.

Nach WÖRNLE[1]), der die Gallen der Gymnosporangien an *Juniperus* untersucht hat, kommt in dem kranken Holz der Unterschied zwischen Frühjahrs- und Herbstholz nicht mehr in der normalen Weise zum Ausdruck, die Jahresgrenzen sind kaum erkennbar. Überdies nehmen die parenchymatischen Elemente im Holz einen auffallend breiten Raum für sich in Anspruch; die Markstrahlen sind statt 2—10 Zellen an den von *Gymnosporangium clavariaeforme* infizierten Zweigstellen 10 bis 20, ja bis 60 Zellenlagen hoch und bis 3 Zellen breit. Noch breitere Markstrahlen zeigt der in Fig. 133 dargestellte tangentiale Längsschnitt durch eine Holzgalle des *G. juniperinum.* Weitere Abweichungen vom normalen Befund bestehen in den hypertrophierten Paren-

1) WÖRNLE, Anatomische Untersuchungen der durch *Gymnosporangium*-Arten hervorgerufenen Mißbildungen (Forstl.-Naturwiss. Zeitschr. 1894, **3**, 68).

chymzellen, welche „unförmige Gestalt" annehmen und die radiale Anordnung der Tracheïden stören, und ferner in dem Auftreten ausgedehnter Parenchymzellnester, die Wörnle in einem Fall bis auf ein Sechstel des ganzen Zweigumfanges sich verbreitern sah; sie verlaufen teils in der Richtung der Markstrahlen, teils in der vertikalen des Strangparenchyms. Auf dem Querschnitt sieht man, daß sie nur durch schmale, oft einzellreihige Tracheïdengruppen getrennt werden.

Anstatt der Bildung von Parenchymstrahlen und Parenchymnestern können wir bei manchen Hemipterengallen Parenchymproduktion im größten Maßstab konstatieren. An umfangreichen Teilen des Kambiummantels können sich sämtliche Zellen des letzteren bzw. seine jüngsten Tochterzellen segmentieren und ein aus isodiametrischen Elementen zusammengesetztes Gewebe liefern. Alle Übergänge verbinden das abnorme parenchymatische Holz mit dem normalen.

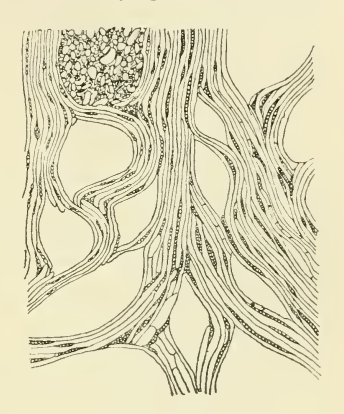


Fig. 133.
Gallenholz mit abnorm verbreiterten Markstrahlen. Tangentialer Längsschnitt durch die Holzgalle des *Gymnosporangium juniperinum*. Nur ein abnorm verbreiterter Markstrahl (links oben) ist ausgezeichnet, die übrigen sind als weiße Felder eingetragen.
Nach Wörnle.

Sehr lehrreich sind die Strukturverhältnisse, die sich an den Blutlausgallen des Apfelbaumes (Fig. 134) studieren lassen. Zunächst bleiben in dem abnormen Holz die leitenden und die mechanischen Elemente aus: statt der Gefäße und Holzfasern entstehen durch Segmentierung der prosenchymatischen Elemente zahlreiche Parenchymzellen, die auf dem Längsschnitt ihre entwicklungsgeschichtliche Zusammengehörigkeit an den regelmäßigen Längsreihen erkennen lassen (Fig. 134 *a*). Wie die Abbildung zeigt, sind die einzelnen Zellen ziemlich starkwandig und getüpfelt. In später entstehenden Schichten des Gallenholzes sind die einzelnen Parenchymzellen erheblich größer, eine regelmäßige Anordnung ist nicht mehr erkennbar, ihre Wände bleiben zart (vgl. Fig. 134 *b*); statt normaler Gefäße kommen nur isolierte oder zu Gruppen vereinigte, parenchymatische Tracheïden zur Ausbildung, die von den zartwandigen Parenchymzellen sich auch durch ihre Größe unterscheiden. Ihre Membran ist tracheenartig getüpfelt, aber oft unverholzt: die Gewebestruktur erinnert an die des Kallus (Fig. 37). In seiner Gesamtheit liefert das zartwandige Holzparenchym eine weiche, wasserreiche Beule, die so stark anschwellen kann, daß die Rinde zerrissen und das Gallengewebe bloßgelegt wird[1]).

Ähnliche Verhältnisse begegnen uns bei den Gallen der Buchenbaumlaus (*Lachnus exsiccator*)[2]), deren Produkte R. Hartig näher unter-

1) Prillieux, Étude des altérations prod. d. le bois du pommier par les piqûres du puceron lanigère (Ann. Inst. nat. agronom. 1877, **2**, 39).

2) Hartig, R., Die Buchenbaumlaus (*Lachnus exsiccator* Alt.) (Untersuch. aus d. forstbot. Inst. München 1880, **1**, 151).

sucht hat: auch hier der nämliche allmähliche Übergang vom normalen Holz zum homogenen, parenchymatischen Gallengewebe.

Das Holz der Koniferen zeigt nach der Infektion durch Parasiten auffällige Anomalien in der Ausbildung seiner Sekretorgane, die auch unabhängig von der Gallenbildung und unter dem Einfluß von Parasiten, die zur Gallenbildung sich niemals befähigt zeigen, erscheinen können.

Entweder die Zahl der Harzgänge wird über die Normalzahl hinaus vermehrt, oder in Hölzern, die normalerweise harzgangfrei bleiben, treten Gänge auf. HARTIG[1]) konstatierte eine Vermehrung der Harzgänge in den erkrankten Stellen von Koniferen, die *Agaricus melleus* infiziert hatte; ANDERSON[2]) erbrachte den interessanten Nachweis, daß nicht nur an den vom Pilzmyzel durchwucherten Stellen, sondern in der ganzen Pflanze oberhalb der infizierten Stelle die Harzkanäle vermehrt werden (*Picea*, *Pinus*, *Larix*).

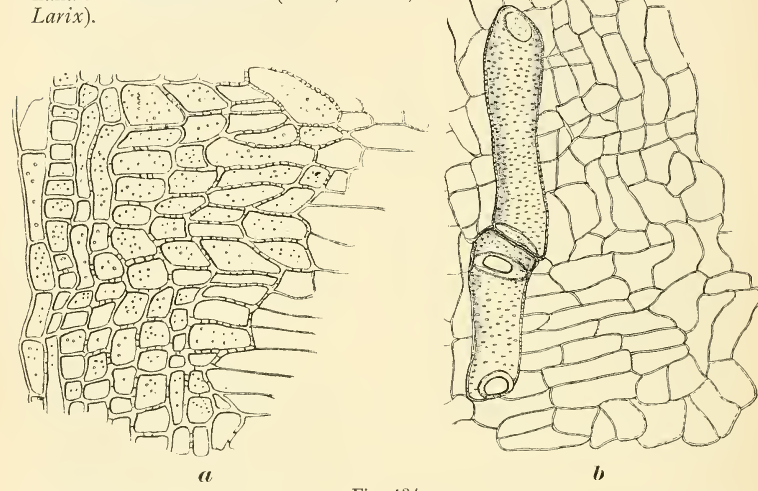


Fig. 134.

Parenchymatisches Gallenholz. Längsschnitte durch die Galle der Blutlaus (*Myzoxylus laniger*). Bei *a* sind die Zellen noch in erkennbaren Längsreihen angeordnet; ihre Wände sind verdickt, bei *b* zartwandiges Gallenparenchym ohne erkennbare Längsreihen; zwei parenchymatische Tracheïden. Nach PRILLIEUX.

Bei *Abies pectinata*, deren Holz bekanntlich unter normalen Verhältnissen keine Harzgänge entwickelt, kommen solche nach Infektion durch *Phoma abietina* oberhalb der eingeschnürten Infektionsstelle im Xylem zur Entwicklung[3]), desgleichen nach Besiedelung durch *Pestalozzia Hartigii*. —

---

1) HARTIG, R., Krankheiten der Waldbäume, 13.

2) ANDERSON, Über abnormale Bildung von Harzbehältern und andere zugleich auftretende anatomische Veränderungen im Holz erkrankter Koniferen (Forstl.-Naturw. Zeitschr. 1896, **5**, 439).

3) Vgl. MER, Recherches sur la maladie des branches du sapin, causée par le *Phoma abietina* (Journ. de Bot. 1893, **7**, 364), sowie ANDERSON, a. a. O. 1896.

Während in vielen Fällen (Galle des *Myzoxylus laniger* u. a.) die Rinde nahezu unverändert bleibt, entstehen bei anderen Gallenbildungen umfängliche Rindenwucherungen, wobei die Gewebeveränderungen im wesentlichen ebenso wie bei Bildung der Holzgallen auf abnorme Parenchymproduktion hinauslaufen.

In den Gallen der verschiedenen *Gymnosporangium*-Arten sieht man gleichzeitig mit dem Holz auch die Rinde wuchern. Bei schwachwüchsigen Ästen von *Juniperus communis* regt *G. clavariaeforme* mehr die Rinden- als die Holzseite zur Gewebeproduktion an (nach Wörnle a. a. O.). Hand in Hand mit der überreichlichen Parenchymbildung geht eine Hemmung in der Ausbildung der mechanischen Fasern. Sie bleiben dünnwandig, ihre Zahl nimmt ab. Bei einem Vergleich zwischen normaler und abnormer Rinde kommen also im wesentlichen dieselben Veränderungen zur Geltung, wie bei dem Vergleich zwischen normalem und abnormem Holz.

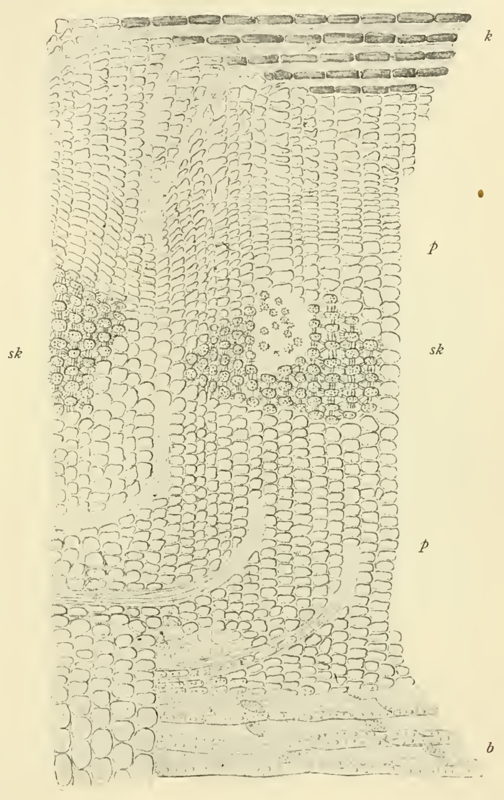


Fig. 135.

Wucherung des sekundären Rindengewebes. Längsschnitt durch die Galle der Buchenwollaus. Oben Korkzellen (*k*), unten normales Bastgewebe (*b*). In der Mitte reichliches Gallenparenchym (*p*), in dem zwei Gruppen von Steinzellen (*sk*) eingeschlossen sind. Die prosenchymatischen Elemente des Bastes sind durch das proliferierende Rindenparenchym in Kurven abgespreizt und verschoben worden. Nach R. Hartig.

Ein Beispiel dafür, daß die Zellen bereits vorhandener sekundärer Gewebe zur Teilung angeregt werden, und ohne unmittelbare Beteiligung des Kambiums umfangreiche Gewebewucherungen zustande kommen lassen, liefert die Galle von *Adelges*

fagi, der Buchenwollaus, die HARTIG[1]) näher untersucht hat. Die Gallenbildung beginnt hier unmittelbar unter dem Kork und kann bis zum Holzkörper vorschreiten: alle parenchymatischen Elemente der Rinde, einschließlich des Markstrahlgewebes, wuchern außerordentlich stark und teilen sich lebhaft in tangentialer Richtung, so daß lange, zellenreiche, regelmäßig radiale Reihen entstehen (vgl. Fig. 135), durch welche die Steinzellen und die prosenchymatischen Elemente der Rinde aus ihrer normalen Lage verschoben werden.

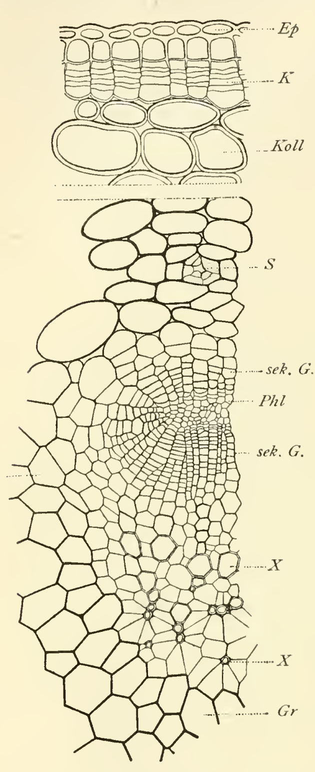


Fig. 136.
Bildung von Meristemen und sekundärem Gewebe (*Asterolecanium Massalongoianum* auf der Achse von *Hedera helix*). Nach HOUARD. *Ep* Epidermis, *K* Kork, *Koll* Kollenchym, *S* Sekretgang, *Phl* Phloem, *sek. G.* abnorme sekundäre Gewebe, *X* Xylem, *Gr* Grundgewebe. Nach HOUARD.

* * *

Neubildung von Meristemen erfolgt in Gallen namentlich dann sehr leicht, wenn durch Gewebeproliferation in Mark oder Markstrahlen der Leitbündelring in mehrere Stücke zersprengt wird. Das Kambium dieser Teilstücke kann sich dann derart ergänzen, daß jedes Stück von ihm zu einem geschlossenen Ringe wird, und die Galle polystelen Bau annimmt (*Andricus inflator* auf *Quercus* u. a.).

Konzentrische sekundäre Gewebemassen findet HOUARD rings um die primären Phloemgruppen von *Hedera helix* nach Infektion durch *Asterolecanium Massalongoianum* (Fig. 136); es resultieren Gewebemassen, die mit konzentrisch-leptozentrischen Gefäßbündeln verglichen werden können.

Kork ist bei den Gallen nicht häufig; deutlich wahrnehmbar ist solcher bei den Gallen des *Neuroterus numismalis* (auf *Quercus*). Lentizellen von ansehnlicher Größe entstehen namentlich auf den Gallen von *Pontania salicis* (auf *Salix*), ferner auf *Populus*-Blattstielgallen (*Pemphigus bursarius* u. a.).

* * *

1) HARTIG, R., Die Buchenwollaus (*Chermes fagi* KLTB.) (Untersuch. aus d. forstbot. Inst. München 1880, I, 156).

3. Histologischer Bau der organoiden Gallen.

Die organoiden Gallen stimmen in ihrer histologischen Struktur mit den Geweben entsprechender normaler Teile in manchen Fällen völlig oder fast ganz überein (Blütenfüllungen und andere Blütengallen); in den meisten Fällen freilich lassen sich allerhand Unterschiede wahrnehmen: die Laubblätter pflegen etwas dicker auszufallen als unter normalen Umständen; ihr schichtenreiches Mesophyll läßt die normale Scheidung von Palissaden- und Schwammparenchym oft nicht erkennen. Auch die Differenzierung der Epidermis bleibt, was die Ausbildung der Stomata betrifft, oft hinter der normalen zurück. Denselben Parenchymreichtum wie in den Blättern finden wir in der Grundgewebsrinde der Achsenteile; die sekundären Gewebe sind oft sehr reichlich entwickelt, erinnern aber durch die Fülle ihres Parenchyms an die Struktur des Wundholzes.

Als besonders lehrreiche Beispiele für organoide Gallen mögen die Hexenbesen genannt sein: der von *Melampsorella caryophyllacearum* erzeugte Weißtannen-Hexenbesen trägt Nadeln, deren Hypoderm unentwickelt und deren Mesophyll homogen bleibt; im Stamm bleiben die Bastfasern in der Entwicklung zurück, wogegen die parenchymatischen Elemente starke Förderung erfahren. Das Mark ist abnorm reichlich, die Rinde etwa doppelt so stark als in normalen Teilen, auch die Zahl der Harzgänge ist abnorm groß[1]). Selbst im Holz, das bei der Tanne normalerweise keine Harzgänge führt, treten solche unter der Einwirkung des Hexenbesenpilzes auf[2]). Ähnlicher Art sind die anatomischen Befunde bei den *Exoascus*-Hexenbesen[3]). Die parenchymatischen Gewebe — Mark, Hypoderm — sind stark vermehrt, Holz und Rinde von abnorm breiten Markstrahlen durchzogen, die Gefäße sind kurzgliederig, die Holzfasern weitlumig, oft quer gefächert und dünnwandig. Die Bastfasern werden spärlich oder bleiben ganz aus. Bei den blattlosen, regellos gegabelten Zweigen des *Caeoma*-Hexenbesens auf *Thujopsis* fand Tubeuf ebenfalls eine durch reiche Parenchymbildung gekennzeichnete Holzstruktur.

Parenchymreiche Rinde und parenchymreiches Holz, Unterdrückung der Kollenchymbildung, Vermehrung und Vergrößerung der Schleimbehälter, schwache Ausbildung der Sklerenchymgewebe, Verbreiterung der Markstrahlen und abnorm kräftige Ausbildung des Korkes kennzeichnen den von v. Faber untersuchten Hexenbesen des Kakaostrauches[4]).

1) Nach Hartmann, Fr., Anatomische Vergleichungen der Hexenbesen der Weißtanne mit den normalen Sprossen derselben (Dissertation, Freiburg i. Br. 1892); vgl. auch Anderson, a. a. O. 1896, sowie de Bary, Über den Krebs und die Hexenbesen der Weißtanne (Bot. Zeitg. 1867, **25**, 257).

2) Vgl. Mer, Recherches sur la maladie des branches du sapin causée par le *Phoma abietina* (Journ. do Bot. 1893, **7**, 364) und Anderson, a. a. O. 1896.

3) Vgl. Rathay, Über die Hexenbesen der Kirschbäume usw. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1881, **83**, 1. Abt., 267) und besonders Smith, W. G., Untersuchungen der Morphologie und Anatomie der durch Exoaszeen verursachten Hexenbesen (Forstl.-naturwiss. Zeitschr. 1894, **3**, 420).

4) Faber, C. v., Über den Hexenbesen der Kakaobäume in Kamerun (Arbeit. K. biol. Anstalt 1908, **6**, 384).

Nach GIESENHAGEN [1]) unterscheiden sich die Blätter der Farn-Hexenbesen durch einfachere Gewebestruktur von den normalen: den abnormen Blättern, die *Taphrina laurencia* auf *Pteris quadriaurita* erzeugt, fehlen z. B. die Spaltöffnungen. Ähnliche Hemmungserscheinungen konstatierte TUBEUF [2]) auch bei den erkrankten Knospen der Hexenbesen tragenden *Syringa*-Sträucher.

Ähnlich wie die Hexenbesen verhalten sich hinsichtlich ihrer unvollkommenen Gewebedifferenzierung die Wirrzöpfe der Weiden und viele andere organoide Gallen.

Über die Anatomie organoider Blütengallen gibt MOLLIARDS Monographie Aufschluß [3]).

---

1) GIESENHAGEN, Über Hexenbesen an tropischen Farnen (Flora 1892, **76**, 130).
2) TUBEUF, Die von Milben erzeugten Hexenbesen der Syringen (Flugblatt Berlin).
3) MOLLIARD, Cécidies florales (Ann. Sc. Nat. Bot. 1895, sér. 8, **1**, 67).

Allgemeiner Teil.

---

1. Histogenese,
2. Entwicklungsmechanik und
3. Ökologie der pathologischen Gewebe.



1. Histogenese der pathologischen Gewebe.

Ungeachtet aller Verschiedenheiten, welche in der äußeren Form abnormer Produkte des Pflanzenkörpers einerseits, seiner normalen Teile andererseits bestehen, stimmen hinsichtlich der anatomischen Struktur alle abnormen Bildungen, selbst die wunderlichen Gestalten, die sich unter den prosoplasmatischen Gallen finden, mit den normalen darin überein, daß sie nicht nur aus Zellen sich aufbauen wie diese, sondern auch alle Einzelheiten ihrer Histogenese prinzipiell mit diesen gemeinsam haben.

Bei der Schilderung zahlreicher wichtiger Krankheitsbilder, die wir mit dem ersten, speziellen Teil erledigt haben, haben wir die den Anatomen interessierenden Krankheitssymptome in der Zusammenstellung zu behandeln gehabt, in der sie uns in der Natur sich zu zeigen pflegen. Der nachfolgende Teil wird eine Analyse des Zustandekommens der pathologischen Zellen- und Gewebestrukturen versuchen und die Teilprozesse, die sich bei der Entwicklung pathologischer Gewebe einander folgen und mit einander kombinieren, gesondert zu studieren haben. Dabei wird sich Gelegenheit geben, neben den im speziellen Teil bereits behandelten Krankheitserscheinungen noch viele andere Anomalien kennen zu lernen und neben den in der Natur weit verbreiteten Krankheitsbildern namentlich auch die für die experimentelle Anatomie der Pflanzen besonders aufschlußreichen Anomalien zu betrachten, die nur im Laboratoriums- und Kulturversuch sich zeigen und durch geschickt variiertes Experimentieren in die mannigfaltigsten Formen sich bringen lassen.

Da es mir nur darauf ankommt, die pathologische Pflanzenanatomie in ihren Grundzügen darzustellen, werden in allen Abschnitten des Allgemeinen Teils — im histogenetischen wie in den späteren — alle zur Diskussion stehenden Fragen nur an Beispielen zu erörtern sein; Vollständigkeit in der Übersicht dessen, was sich zur Illustration der verschiedenen Fragen beibringen ließe, wurde nicht angestrebt. Aus diesem Grunde verzichte ich auch darauf, alle Anomalien, die im vorliegenden Buch zur Sprache kommen, in sämtlichen Abschnitten des Allgemeinen Teils zur Sprache zu bringen, sondern werde mich damit begnügen, die Besprechung vieler Anomalien immer demjenigen Kapitel oder denjenigen Abschnitten zuzuweisen, in deren Rahmen sie uns besonders lehrreich werden können.

* * *

Alle abnorm gebildeten Organe des Pflanzenkörpers unterscheiden sich von den entsprechenden normalen quantitativ und qualitativ: quantitativ, indem die Größe der Zellen und ihre Zahl von der normalen abweichen — qualitativ, wenn die Ausbildung der Zellen und Gewebe abnorm ver-

läuft. In jedem speziellen Falle wird zu prüfen sein, ob die Unterschiede zwischen normalen und abnormen Teilen lediglich quantitativer oder nur qualitativer Natur sind, oder ob gleichzeitig quantitative und qualitative Differenzen vorliegen.

Bei quantitativen Abweichungen vom Normalbefund kann ein zu viel oder ein zu wenig vorliegen, und ebenso können bei qualitativen Differenzen die Ausbildung der abnormen Zellen und die Differenzierung der abnormen Gewebe hinter den normalen zurückbleiben oder über sie hinausgehen bzw. ganz anderen Bahnen folgen als unter normalen Verhältnissen.

Jedes Zurückbleiben der Entwicklung hinter dem Normalmaß soll fortan als Hypoplasie bezeichnet werden.

Jede Entwicklung, die über das Maß der normalen quantitativ hinausgeht, wird eingeleitet durch Wachstum. Abnormes Wachstum bezeichnen wir als Hypertrophie, Zellenteilungen, die zur Bildung abnorm zellenreicher Gewebe führen, als Hyperplasie. Damit sind bereits die wichtigsten histogenetischen Prozesse, die bei der Ausbildung abnormer Gewebe eine Rolle spielen, und über die hier ausführlich Bericht erstattet werden soll, genannt.

1. Hypoplasie.

Wenn ein Organismus oder einer seiner Teile seine Entwicklung nicht bis zu dem Abschluß bringt, den wir als den normalen bezeichnen, sondern seinen Entwicklungsgang vorzeitig beschließt, so daß Formen oder Eigenschaften, die unter normalen Verhältnissen nur vorübergehend den betreffenden Organismen oder Organen zukommen, als endgültige fixiert erscheinen, sprechen wir von Hypoplasie. Um es kurz zu sagen: Hypoplasie ist unvollkommene Entwicklung; ihre Produkte bleiben in einer oder mehreren Beziehungen hinter den Resultaten normaler Entwicklung zurück. Die Entwicklung der Organismen oder Organe erscheint gleichsam „gehemmt", weswegen wir die Produkte eines hypoplastischen Entwicklungsganges als Hemmungsbildungen bezeichnen können[1]). Aus dem Gesagten ergibt sich bereits, daß wir bei der Behandlung der Hemmungsbildungen es nur mit Formen und Eigenschaften der Organismen und ihrer Teile zu tun haben werden, die bereits von der Ontogenie normaler Individuen her bekannt sind. —

Die Besprechung der Hemmungsbildungen fällt den Morphologen und Anatomen zu, je nachdem sich die Hemmung in der Ausgestaltung ganzer Organe und Organgruppen zu erkennen gibt oder in der Entwicklung der Zellen und Gewebe ausspricht.

Morphologischerseits ist bereits eine große Anzahl einschlägiger Beobachtungen gesammelt und wissenschaftlich verwertet worden[2]). Sie lehren, daß die Hemmungsbildungen gleichartiger Organe sehr verschieden ausfallen können, indem die verschiedensten Stadien des normalen Entwicklungsganges „fixiert" erscheinen. Überdies zeigt sich, daß durch die

---

1) Das Wort Hypoplasie entstammt dem Wortschatz der medizinischen Wissenschaften, der Terminus Hemmungsbildungen ist auch den Botanikern längst geläufig.

2) Vgl. Göbel, Organographie, 2. Aufl. 1914, und die daselbst zitierte Literatur; ferner Küster, Die Gallen der Pflanzen, 1911.

hemmenden Faktoren keineswegs sämtliche Wachstums- und Differenzierungsprozesse, die bei normalem Fortgang der Entwicklung zeitlich und örtlich aneinander gebunden sind, gleichzeitig zum Stillstand gebracht werden. Beispielsweise an Blättern lassen sich die verschiedensten Grade der Entwicklungshemmung beobachten; ja es können sich sogar die Eigenschaften jugendlicher, unfertiger Organe in der mannigfaltigsten Weise mit den Qualitäten normaler erwachsener Organe kombinieren. In manchen Fällen weichen die in ihrer Ausbildung gehemmten Organe von den normal entwickelten durch ihre geringe Größe ab; Beispiele hierfür liefern die Blätter etiolierter Sprosse vieler Pflanzen. In anderen Fällen bleiben die Spreiten weniger in der Größe als in ihrer Form zurück, z. B. bei den unter Wasser gezogenen Exemplaren von *Sagittaria*, bei der *Retinispora*-Form mancher Koniferen, bei verschiedenen Triebspitzengallen u. a. Drittens kann die Plastik des Blattes unentwickelt bleiben: entweder die ursprüngliche Faltung und Rollung der Blattspreite bleibt erhalten, wie an künstlich getriebenen Zweigen von *Aesculus*, *Ginkgo* u. a., an etiolierten Exemplaren von *Viola*, vielen Blattgallen (Eriophyiden auf *Fagus* u. a.), oder die Neigung des Blattes zur Achse bleibt die ursprüngliche, z. B. an den unter Wasser entfalteten Weidenblättern, an der Triebspitzengalle von *Glechoma* (*Perrisia*) usw. Selbstverständlich können die Blätter auch in mehr als einer Hinsicht „zurückbleiben". — Die hier gewählten Beispiele sollen gleichzeitig veranschaulichen, daß unter Einwirkungen der verschiedensten Art Hemmungsbildungen gleichen oder ähnlichen Charakters entstehen können.

Schließlich kann ein Krankheitsbild noch dadurch gekennzeichnet sein, daß bei ihm sich die Charaktere der Hypoplasie mit denjenigen mischen, die durch eine das Maß normaler Entwicklung überschreitende Wachstumsleistung zustande kommen: namentlich aus der Reihe der organoiden Gallen ließen sich zahlreiche Beispiele hierfür erbringen. —

Ganz ähnlich ist die Mannigfaltigkeit, die bei Hemmung der Zellen- und Gewebeentwicklung zum Ausdruck kommt. da auch in seiner histologischen Entwicklung ein Pflanzenorgan bald früher, bald später arretiert erscheinen kann, und überdies auch bei benachbarten Zellen- und Gewebeformen des nämlichen Organs der Grad der Hemmung, den sie erfahren, ein ganz verschiedener sein kann.

Auch darin stimmen die Hypoplasien der Gewebebildung mit den der Organproduktion überein, daß es wohl keinen Teilvorgang der Ontogenese gibt, der nicht unter der Einwirkung bestimmter Bedingungen in seinem Ablauf gehemmt werden könnte: sämtliche histogenetischen Prozesse, deren Summe die normale Ontogenie eines Organes ausmacht, können zu hypoplastischem Ablauf gebracht werden; das gilt sowohl für die progressiven Vorgänge, welche am Aufbau eines Gewebes oder eines Organes beteiligt sind, als auch für die regressiven Veränderungen, die den Abbau der Zellen und Gewebe vorbereiten und dem physiologischen Tod vorauszugehen pflegen. In solchen Fällen wird Lebensverlängerung bestimmter Zellen oder Gewebe das Resultat der Entwicklungshemmung werden. —

Die hypoplastischen Bildungen, deren Schilderung mit diesen Zeilen eingeleitet werden sollte, stellen, wie bereits oben angedeutet wurde, im allgemeinen Hemmungsbildungen dar, welche durch unvollkommene Entwicklung irgendwelcher Zellen- und Gewebeformen gekennzeichnet sind,

und bei welchen diese unfertige Phase das definitive Entwicklungsbild der betreffenden histologischen Anteile abgibt. Nur eine geringe Rolle neben jenen spielen diejenigen Hypoplasien, bei welchen der hypoplastische Entwicklungszustand nicht der definitive zu sein braucht, sondern durch nachträgliche Wiederaufnahme der Entwicklung der hypoplastische Charakter völlig oder wenigstens teilweise getilgt werden kann.

Schließlich wäre noch derjenigen Hypoplasien zu gedenken, bei welchen es sich lediglich um Hemmung des Entwicklungstempo handelt, ohne daß das Endprodukt der Entwicklung von dem der entsprechenden normalen als hypoplastisch sich unterscheiden ließe. Eben aus diesem Grunde werden Hypoplasien der letzten Art mehr den Physiologen als den Anatomen interessieren.

Alle Werdeprozesse, die die pflanzlichen Zellen und Gewebe durchmachen, können aufgehalten werden — gleichviel ob durch sie quantitative oder qualitative Veränderungen an dem in Entwicklung begriffenen Material veranlaßt werden. Als quantitative Hypoplasie wollen wir diejenige bezeichnen, bei welcher die Größenentwicklung der Zellen oder ihre Vermehrung gehemmt erscheinen; von qualitativer Hypoplasie wollen wir dann sprechen, wenn die Ausbildung der Zellen hinsichtlich der Qualität ihrer Wand, ihres Chromatophorenapparates usw. oder die Differenzierung der Gewebe eine unvollkommene bleibt.

a) Quantitative Hypoplasie.

Die Größe der Zellen ist eine Funktion ihres Wachstums und der Intensität des Zellteilungsprozesses: letzterer wirkt der Produktion umfangreicher Zellen insofern entgegen, als durch ihn große Zellen in kleine zerlegt werden.

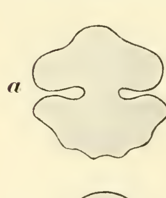


Fig. 137.
Abnorme Desmidiazeenzellen; *Euastrum verrucosum* in Zuckerlösung. *a* Abnorm gestaltetes Individuum, *b* Zwergexemplar. Nach Klebs.

Quantitative Hypoplasie liegt vor, wenn infolge abnorm geringer Wachstumstätigkeit die Größe der Zellen hinter der normalen zurückbleibt, oder wenn bei gehemmter Zellenteilung die Zahl der Zellen, aus welchen sich ein Gewebe aufbaut, die normale nicht erreicht.

Abnorm kleine Zellen sah Klebs[1]) in seinen Kulturen von *Euastrum verrucosum* entstehen: in 10%iger Rohrzuckerlösung fingen die Zellen sich an zu teilen, wobei das eigentliche Wachstum derart behindert war, daß die Tochterzellen sich von neuem teilten, ehe sie ihre normale Größenentwicklung erfahren hatten; die neue Generation führte dasselbe aus. So entstanden nicht nur abnorm gestaltete Zellen, die vom Typus der Spezies merklich abwichen (vgl. Fig. 137 *a*), sondern auch Zwergexemplare (vgl. Fig. 137 *b*), die erheblich kleiner waren als ihre normalen Vorfahren und nicht lange lebensfähig blieben. Offenbar liegt hier eine Hem-

1) Klebs, Beiträge zur Biologie der Pflanzenzelle (Tübinger Untersuchungen 1888, **2**, 3, 547).

mungsbildung vor: die Wachstumstätigkeit der einzelnen Zellen wird vorzeitig abgeschlossen, es resultieren abnorm kleine Individuen[1]).

Wenn bei den höheren Pflanzen Hypoplasie in der Produktion abnorm kleiner Zellen sich kundgibt, liegen die Verhältnisse meist so, daß die unter normalen Wachstumsbedingungen auf die letzte Zellenteilung folgende Periode der Streckung nicht eintritt oder vorzeitig zum Abschluß kommt.

Selbstverständlich ist es unmöglich, Hemmungsbildungen dieser Art von „normal" entwickelten Fällen scharf abzugrenzen. Manche Gewebe, wie z. B. das Palissadenparenchym vieler Blätter, Kork und primäre Rinde mancher Holzgewächse bestehen allerdings aus Zellen von nahezu gleicher Größe. Für die Mehrzahl der Gewebe gilt aber das Gegenteil. Ferner ist zu beachten, daß die Durchschnittswerte, die aus der Messung zahlreicher benachbarter Zellenindividuen gewonnen werden können, nicht allgemeine Gültigkeit für die Zellen des betreffenden Gewebes der vorliegenden Spezies zu beanspruchen haben. Für die Gefäße, Tracheïden und Libriformfasern verschiedener Bäume haben bereits Hartig und Sanio[2]) festgestellt, daß ihre Größe nicht nur von der Jahreszeit, in der sie entstanden, abhängig ist (wie die Betrachtung der Jahresringe lehrt), sondern daß auch in verschiedenen Jahrgängen, in verschiedener Höhe des Baumes usw. Elemente von gesetzmäßig wechselnder Größe anzutreffen sind.

Trotz dieser und anderen Schwierigkeiten, die der zuverlässigen Ermittlung der Durchschnittswerte im Wege stehen, ließen sich viele Beispiele für quantitative Hypoplasie im angeführten Sinne beibringen, da gar nicht selten die Reduktion der Zellengröße eine sehr erhebliche wird und ohne weiteres als abnorm erkannt werden kann.

Kausal ohne weiteres verständlich sind diejenigen Fälle, in welchen allseits wirkender, hinreichend starker Druck das Wachstum der Zellen primärer und sekundärer Gewebe hemmt und abnorm kleine Elemente entstehen läßt; hierüber haben Krabbe, Hottes, Prein u. a. Mitteilungen gemacht[3]).

In allen anderen Fällen ist die Entstehung abnorm kleiner Zellen auf Ernährungshemmungen irgendwelcher Art zurückzuführen.

---

1) Ähnlichen Faktoren dürfte wohl auch die von Bennett beschriebene, ebenfalls der Gattung *Euastrum* angehörige „Bastardform" ihre Entstehung verdanken (A hybrid desmid, Ann. of Bot. 1889, **4**, 171).

2) Hartig, Th., Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen Deutschlands 1851, 207; Sanio, Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers (Bot. Zeitg. 1863, **21**, 126); Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers (ibid. 396); Über die Größe der Holzzellen in der gemeinen Kiefer (Jahrb. f. wissensch. Bot. 1872, **8**, 401); Anatomie der gemeinen Kiefer (ibid. 1873, **9**, 50). Zahlreiche Messungen, die zu analogen Resultaten führten, hat Sierp veröffentlicht (Über die Beziehungen zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellengröße mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. Jahrb. f. wiss. Bot. 1913, **53**, 1; dort auch kritische Verarbeitung der älteren Literatur); vgl. ferner Hämmerle, Zur Organisation von *Acer pseudoplatanus* (Bibl. bot. 1900, **50**) und die daselbst zitierte Literatur.

3) Krabbe, Über das Wachstum des Verdickungsringes und der jungen Holzzellen (Abhandl. Akad. Wiss. Berlin 1884, 21); Hottes, Über den Einfluß von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia faba* (Dissertation, Bonn 1901); Prein, Über den Einfluß mechanischer Hemmungen auf die histologische Entwicklung der Wurzeln (Dissertation, Bonn 1908).

Abnorm kleine Zellen finden sich zunächst bei den „Kümmerzwergen[1]“. Zwergexemplare, die nur ein Fünftel oder nur ein Zehntel der normalen Größe erreichen, bestehen zwar nicht aus entsprechend stark verkleinerten Zellen, wohl aber läßt sich wenigstens bei bestimmten Zellenarten eine deutliche Reduktion des Volumens konstatieren.

Auch andere Einflüsse als diejenigen, welche „Verzwergung“ ganzer Pflanzen hervorrufen, hemmen das Wachstum der Mesophyllzellen oft sehr erheblich. Das lehrt zunächst ein Vergleich der Sonnen- und Schattenblätter[2]): bei den letzteren sind nicht nur die Mesophyllzellen oft stark verkürzt, sondern auch die Epidermiszellen sehr klein (z. B. bei *Ficus stipulata*, vgl. Fig. 138 *a* und *b*). Dieselbe Reduktion der Zellengröße läßt sich an den von Griffon[3]) untersuchten Varietäten mit mattgrünen Blättern konstatieren, an panaschierten Pflanzen (s. o. Fig. 7), an Exemplaren, die durch Parasiten geschädigt werden u. a. m.[4]).

Abnorm enge Gefäße finden sich nicht nur in den Leitbündeln der Zwergexemplare, sondern auch bei schlecht ernährten großen Individuen[5]), bei den etiolierten Pflanzen, bei den von Pilzen infizierten oder von Gallentieren in ihrer Entwicklung gehemmten Individuen usw.

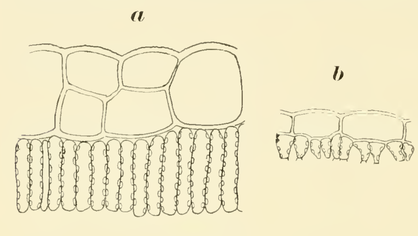


Fig. 138.
Quantitative Hypoplasie, Hemmung des Zellenwachstums bei *Ficus stipulata*. *a* Teil des Querschnittes durch ein Sonnenblatt, *b* durch ein Schattenblatt. Nach Stahl.

Sind die Zellen der am Aufbau eines Organes beteiligten Gewebeschichten zu ungleich starkem Wachstum befähigt, so wird die Hemmung der Wachstumstätigkeit die mit starkem Wachstum sich beteiligenden Elemente auffälliger beeinflussen können als die schwächer wachsenden; die Blätter, die *Cyanotis zeylanica* an trockenen Standorten entwickelt, unterscheiden sich von den an feuchten Plätzen erwachsenen dadurch, daß die gewaltigen Palissaden der wasserspeichernden Gewebeschicht bei den letzteren in ihrer Entwicklung stark gehemmt werden, so daß das Querschnittsbild der Blätter ein ganz verändertes Bild aufweist[6]) (Fig. 139). —

1) Gauchery, Recherches sur le nanisme végétal (Ann. sc. nat. bot. 1899, sér. 8, **9**, 61); Sierp, a. a. O. 1913. — Anders als die „Kümmerzwerge“ verhalten sich nach Sierp die irgend welchen erblichen Zwergrassen angehörigen Individuen; diese entstehen nicht immer aus ungewöhnlich kleinen, sondern enthalten in manchen Fällen auch ungewöhnlich große Zellen.

2) Literatur s. u. S. 212 Anm. 1.

3) Griffon, L'assimilation chlorophyllienne et la coloration (Ann. sc. nat. bot. 1899, sér. 8, **10**, 1).

4) Timpe, Beitrag zur Kenntnis der Panaschierung (Dissertation, Göttingen 1900); Leist, Über den Einfluß des alpinen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter (Mitteil. Naturf. Ges. Bern 1889); Klebahn, Über eine krankhafte Veränderung der *Anemone nemorosa* usw. (Ber. d. D. bot. Ges. 1897, **15**, 527).

5) Vgl. z. B. Pethybridge, Beiträge zur Kenntnis der Einwirkung der anorganischen Salze auf die Entwicklung und den Bau der Pflanzen (Dissertation, Göttingen 1899; daselbst weitere Literaturnachweise).

6) Holtermann, Anatomisch-physiol. Untersuchungen in den Tropen (Sitzungs-

Kleinzelliges Holz entsteht nach irgendwelchen Störungen in der Ernährung; für die Kiefer hat Hartig wiederholt konstatiert, daß bei schwachwüchsigen Exemplaren die Tracheïden kleiner sind als bei normal entwickelten. Überhaupt wird die Lumenweite der Gefäße auch im sekundären Xylem durch die verschiedensten schädlichen Einflüsse leicht alteriert[1]).

Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf das Längenwachstum der Xylemelemente geben neben anderen die Versuche von Wiedersheim Auskunft[2]); an verschiedenen Holzgewächsen konstatierte der genannte Autor, daß unter dem Einfluß künstlichen mechanischen Zuges die Holzzellen nicht ihre normale Länge erreichen können. Allerdings sind die Unterschiede nicht erheblich: bei *Fagus silvatica* var. *pendula* verhalten sich z. B. die Holzzellen normaler Äste zu den der belasteten wie 33,224 zu 29,525 usw.

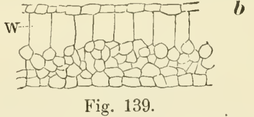


Fig. 139.
Hypoplasie einzelner Gewebelagen. Blatt von *Cyanotis zeylanica* an trockenen (*a*) und feuchten (*b*) Standorten; *W* wasserspeicherndes Gewebe. Nach Schwendener-Holtermann.

Der Grad der Hemmung, welche das Wachstum verschiedenartiger Zellenformen des nämlichen Organes erfahren kann, ist ein sehr verschiedener, wie die ungleiche Intensität, mit der sich das Streckungswachstum verschiedener Zellenformen zu betätigen pflegt, auch erwarten läßt. Ferner ist die Empfindlichkeit verschiedener Zellenformen gegenüber wachstumshemmenden Einflüssen ein verschiedenes; durch quantitative Hypoplasie kann infolgedessen das Massen-

bericht Akad. Wiss. Berlin 1902, Nr. **30**, 656); Schwendener, Über den gegenwärtigen Stand der Deszendenzlehre in der Botanik (Naturwiss. Wochenschr. 1902, N. F., **2**).

1) Hartig, R., Die Verschiedenheiten in der Qualität und im anatomischen Bau des Fichtenholzes (Forstl.-Naturwiss. Zeitschr. 1892, **1**, 209); Wachstumsuntersuchungen an Fichten (ibid. 1896, **5**, 1). Weitere Beispiele z. B. bei H. v. Mohl, Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln (Bot. Zeitg. 1862, **20**, 269); Wieler, Über Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume (Tharander forstl. Jahrb. 1892, **42**, 72); Holzbildung auf Kosten des Reservematerials der Pflanzen (ibid. 1897, **47**, 172).

2) Wiedersheim, Über den Einfluß der Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastkörper bei Trauerbäumen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, **37**, 41); vgl. auch das später über „Rotholz" Gesagte.

verhältnis der verschiedenen Gewebeschichten eines Organes zueinander ein ganz anderes werden als es unter normalen Verhältnissen ist (vgl. Fig. 7). Sehr empfindlich hinsichtlich ihres Breitenwachstums sind die Gefäße, deren Durchmesser vielfach geradezu einen Indikator für die Beurteilung der auf den Organismus während der Gefäßentwicklung einwirkenden Umstände abgibt, ähnlich verhalten sich die Palissaden im Mesophyll der Blätter u. a.; andererseits zeigen z. B. die Schließzellen, was ihre Längenausdehnung betrifft, bemerkenswerte Konstanz.

* * *

Hemmung des Zellenteilungsvorganges kann zu abnormen Strukturbildern verschiedener Art führen, je nachdem ob mit der Zellenteilung auch das Zellenwachstum unterdrückt oder gehemmt wird, mit welchem jenes normalerweise sich verbunden zu zeigen pflegt — oder ob das Zellenwachstum seinen normalen oder nahezu normalen Fortgang nimmt und nur der Prozeß der Zellenteilung Hemmungen erfährt. Wir beginnen mit dem zuerst genannten Fall, der weitaus der häufigere ist, und mit dessen Behandlung wir an das über Zellenwachstum soeben Gesagte anzuknüpfen haben.

Daß Organe oder Organstücke — Blätter, Internodien usw. — aus einer abnorm geringen Zahl von Zellen bestehen, trifft für die der zwergenhaften Hungerexemplare zu; diese setzen sich nicht nur aus abnorm kleinen Zellen zusammen, sondern bleiben auch in der Zahl der sie aufbauenden Zellen unter dem Normalen.

Für unsere histologischen Betrachtungen sind nur diejenigen Fälle von Interesse, in welchen bei einer Verkürzung der Internodien, bei einer Reduktion der Blattspreite usw. durch die Verminderung der Zellenzahl eine Abweichung in der histologischen Struktur des betreffenden Organes zustande kommt. Solche Fälle liegen beispielsweise vor, wenn in Schattenblättern (vgl. Fig. 138 und 140) die Zahl der Zellenschichten im Mesophyll abnimmt, und wenn durch Verschwinden einer oder mehrerer Palissadenschichten das Verhältnis zwischen Palissaden- und Schwammparenchym sich verändert.

Im Mesophyll des Sonnenblattes von *Fagus silvatica* (vgl. Fig. 140 *b*) liegen sechs bis acht und mehr Zellenschichten übereinander, in dem Schattenblatt nur drei (Fig. 140 *c*); bei mittelstarkem Lichtgenuß hält auch die Ausbildung des Mesophylls die Mitte (Fig. 140 *a*)[1].

Dieselbe Reduktion der Schichtenzahl konstatierten VESQUE, LOTHELIER u. a.[2]) bei Untersuchung der in feuchter Luft erwachsenen Exemplare,

1) Vgl. besonders STAHL, Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms (Bot. Zeitg. 1880, **38**. 868). Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter (Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1883, **16**). — Ferner PICK, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes (Bot. Zentralbl. 1882, **11**, 400); HABERLANDT, Physiol. Pflanzenanatomie, 4. Aufl., 1904, 269 (daselbst auch weitere Literaturangaben).

2) Vgl. die Versuche von LOTHELIER, Recherches sur les plantes à piquants (Rev. gén. de bot. 1893, **5**, 480); ferner VESQUE, Sur les causes et sur les limites des variations de structure des végétaux (Ann. agron. 1884, **9** et **10**); VESQUE et VITE, De l'influence du milieu sur la struct. anat. des végétaux (Ann. sc. nat. bot. 1881, sér. 6, **12**, 167).

Griffon[1]) für *Canna*, *Chrysanthemum* u. a. bei einem Vergleich der mattgrünen Varietäten mit den normal grün gefärbten u. dgl. m.

Dieselbe Abhängigkeit von äußeren Faktoren wie Mesophyll und Epidermis zeigen hinsichtlich Zellen- und Schichtenzahl die vielzelligen Haare vieler Pflanzen, die Gewebe der Rinde u. a. m. — stets in dem Sinne, daß bei verminderter Transpiration weniger Zellen und Zellenschichten ausgebildet werden als unter normalen Verhältnissen[2]).

Sehr auffällig ist die Reduktion der Zellenzahl bei den Produkten des Kambiums. Die wechselnde Stärke des Jahreszuwachses unserer Bäume ist wohlbekannt, ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren durch zahlreiche Forschungen geklärt. Um lokal wirkende Faktoren handelt es sich, wenn durch starken Druck die Zellenproduktion des Kambiums verlangsamt wird[3]), oder wenn an der Windseite der Zuwachs dauernd spärlicher bleibt als an der entgegengesetzten[4]). An allen Teilen gleichmäßig kommen die Wirkungen von Ernährungsstörungen zum Ausdruck[6]) oder die ungünstiger klimatischer Existenzbedingungen: im hohen Norden oder

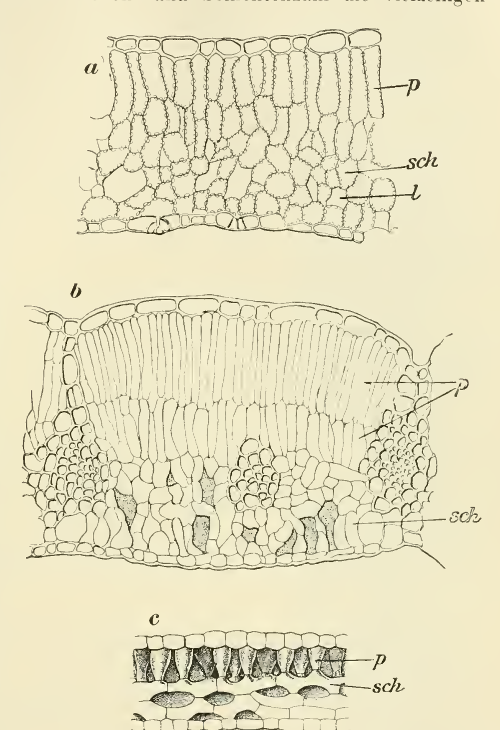


Fig. 140.
Quantitative Hypoplasie; *Fagus silvatica*, Querschnitte durch verschieden stark belichtete Blätter: *a* ein bei mittlerer Lichtintensität erwachsenes Blatt, *b* typisches Sonnenblatt, *c* typisches Schattenblatt, *p* Palissadenparenchym, *sch* Schwammparenchym, *l* Interzellularräume. Nach Stahl.

1) Griffon, a. a. O. 1899.

2) Mitteilungen über das Blattgewebe einiger Moose (Reduktion der Lamellen bei Feuchtkultur) bei Göbel, Organographie, 1. Aufl. 1901, 364).

3) Küster, Über Stammverwachsungen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, **33**, 487).

4) Hartig, R., Wachstumsuntersuchungen an Fichten (Forstl.-Naturwissensch. Zeitschr. 1896, **5**, 1); vgl. auch Büsgen, Bau und Leben unserer Waldbäume, Jena 1897, 98, 99 und die daselbst zitierte Literatur [Schweinfurth u. a.].

5) Hartig, a. a. O. 1896 (auch Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 1871, **3**, 340), Holz-

im alpinen Klima ist die Zuwachstätigkeit des Verdickungsringes stets spärlicher als in geringer Meereshöhe und in gemäßigten Breiten[1]). Dieselbe Hemmung beobachtete OGER an sehr trocken gehaltenen Pflanzen[2]), FAHRENHOLTZ an den Achsen von Schattensprossen[3]) usw.

Ähnlich wie das holzliefernde Kambium, verhält sich auch das Korkmeristem, das nach DOULIOT und FAHRENHOLTZ an der Schattenseite der Zweige sich schwächer betätigt als auf der Lichtseite[4]).

Nach GAUCHERY läßt sich die spärliche Entwicklung der sekundären Gewebe oder der völlige Mangel an ihnen zu den konstanten histologischen Kennzeichen verzwergter Exemplare rechnen. Bei manchen ist zwischen Xylem und Phloem überhaupt keine meristematische Zone nachweisbar; bei anderen erscheint zwar ein Kambium, aber es entwickelt nur eine bescheidene Tätigkeit. Sehr anschaulich macht Fig. 141 den Unterschied zwischen einem normalen (*a*) und einem verzwergten Stengel (*b*) von *Erigeron canadensis*. Zwischen den beiden hier dargestellten Extremen vermitteln alle möglichen Übergangsformen mit mehr oder minder zellenreichen sekundären Geweben.

Völlige Sistierung des sekundären Dickenwachstums wie an den Kümmerzwergen ist auch bei Objekten anderer Art eine häufige Erscheinung. PREIN beobachtete, daß an Wurzeln (Radieschen) unter der Einwirkung allseitigen mechanischen Druckes das Kambium überhaupt nicht in Aktion tritt, sondern sich in Dauergewebe verwandelt[5]). —

Wir brauchen hier selbstverständlich nicht zu rekapitulieren, daß jeder Wachstumsvorgang ein Mindestmaß von Wärmezufuhr, Ernährung usw. voraussetzt; wir wollen nur auf einige der Fälle aufmerksam machen, in welchen die Unterbrechung des normalen Wachstumsprozesses Abweichungen im histologischen Aufbau der Pflanzen oder ihrer Teile zur Folge hat. Ungünstige Belichtungs- und Ernährungsverhältnisse verzögern stellenweise das Einsetzen der Kambiumtätigkeit[6]) oder können es stellenweise für eine Reihe von Jahren oder dauernd zum Stillstand bringen: schwache

---

untersuchungen 1901, 5. Anschauliche Abbildungen z. B. bei HARPER, A. G., Defoliation: its effects upon the growth and structure of the wood of *Larix* (Ann. of. bot. 1913, **27**, 621).

1) LAZNIEWSKI, Beiträge zur Biologie der Alpenpflanzen (Flora 1896, **82**, 224); KRAUS, Bemerkungen über Alters- und Wachstumsverhältnisse ostgrönländischer Holzgewächse. II. Deutsche Nordpolfahrt 1874; KIHLMAN, Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland (Acta Soc. F. et Fl. Fennica, **6**, Nr. 3, Helsingfors 1890) u. v. a. — Bei *Pinus silvestris* beobachtote H. HOFFMANN einen abnormen, gelappten Holzkörper, der durch lokale Hemmung der Xylembildung zustande gekommen war (Über abnormale Holzbildung, Zentralbl. f. ges. Forstwesen 1878, 612; vgl. JUST, Jahresber. 1878, **6**, 2, 1187).

2) OGER, Étude expér. de l'action de l'humid. du sol sur la structure de la tige et des feuilles (C. R. Acad. Sc. Paris 1892, **115**, 525).

3) FAHRENHOLTZ, Über den Einfluß von Licht und Schatten auf Sprosse von Holzpflanzen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1913, Abt. I, **31**, 90).

4) DOULIOT, Recherches sur la periderme (Ann. sc. nat. bot. 1889, sér. 7, **10**, 325); Infl. de la lum. sur le dével. du liège (Journ. de Bot. 1889, **3**, 121); FAHRENHOLTZ, a. a. O. 1913.

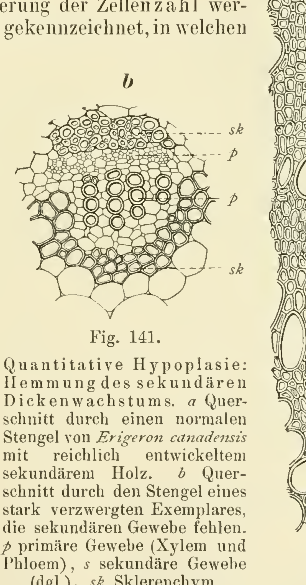
5) PREIN, a. a. O. 1908.

6) HARTIG, R., Untersuchungen über die Entstehung und die Eigenschaft des Eichenholzes (Forstl.-Naturw. Zeitschr. 1884, **3**, 1); MER, Sur les causes de variation de la densité des bois (Bull. Soc. Bot. France 1892, **39**, 95); RUBNER, Das Hungern des Kambiums und das Aussetzen der Jahresringe (Naturw. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtschaft 1910, **8**, 212).

Fichtenbäume stellen in den unteren Teilen der Stämme ihr Dickenwachstum ein, ähnlich verhält sich Heckenholz[1]). Daß nur auf einer Längshälfte das normale Dickenwachstum seinen Fortgang nimmt und somit zur Bildung halber Jahresringe führt, beobachtete MER (a. a. O.) an hyponastischen Koniferenzweigen. Inwieweit es sich beim Zustandekommen halber Jahresringe um „normale" Lebensbedingungen und „normale" Wachstumserscheinungen handelt, mag dahin gestellt bleiben[2]). — Schließlich können auch Vorgänge von eng| umgrenztem Wirkungskreis das Dickenwachstum stellenweise zum Stillstand bringen: starker mechanischer Druck[3]), Ernährungsstörungen durch Parasiten[4]) u. a. m.

* * *

Durch eine Verminderung der Zellenzahl werden auch diejenigen Fälle gekennzeichnet, in welchen der Prozeß der Zellenteilung unterdrückt wird, das Wachstum aber normalen oder nahezu normalen Fortgang nimmt; es resultieren alsdann ebenso abnorm große Zellen, wie in denjenigen Fällen, die durch Steigerung des Wachstums über das Normalmaß hinaus gekennzeichnet werden. Es wird derartigen Befunden gegenüber nicht immer leicht sein zu entscheiden, ob noch von Hypoplasie, d. h. von Hemmung eines Bildungsvorganges gesprochen werden



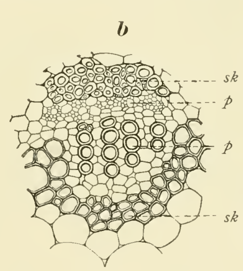


Fig. 141.

Quantitative Hypoplasie: Hemmung des sekundären Dickenwachstums. *a* Querschnitt durch einen normalen Stengel von *Erigeron canadensis* mit reichlich entwickeltem sekundärem Holz. *b* Querschnitt durch den Stengel eines stark verzwergten Exemplares, die sekundären Gewebe fehlen. *p* primäre Gewebe (Xylem und Phloem), *s* sekundäre Gewebe (dgl.), *sk* Sklerenchym. Nach GAUCHERY.

1) HARTIG, R., Das Aussetzen der Jahresringe bei unterdrückten Stämmen (Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 1869, **1**, 471); Über den Entwicklungsgang der Fichte im geschlossenen Bestande nach Höhe, Form und Inhalt (Forstl.-Naturw. Zeitschr. 1892, **1**, 169 u. a. O.).

2) Vgl. LÄMMERMAYR, Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz und Rinde (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1901, **110**).

3) KÜSTER, a. a. O. 1899 u. a.

4) BRUNCHORST, Nogle norske shovsygdomme (Bergens Mus. Aarbog 1892. — Just. Jahresbericht 1896, **21**a, 438; einseitige Jahresringe nach Infektion mit *Peridermium pini*); MER, Le chaudron du sapin (Rev. gén. de bot. 1894, **6**, 153).

darf oder von Hypertrophie; wir verschieben die Besprechung dieser Fälle bis zum Schluß des Kapitels.

b) Qualitative Hypoplasie.

Werden diejenigen Vorgänge gehemmt oder völlig unterdrückt, welche nicht die Größe oder die Zahl der Zellen, sondern die Qualität der Zellen oder Gewebe bestimmen, so wollen wir von qualitativer Hypoplasie sprechen, auch dann, wenn es sich um Vorgänge handelt, die lediglich oder in erster Linie auf die Quantität der Zellenbestandteile wirken, wie z. B. das fortschreitende Dickenwachstum der Membranen.

Unvollkommene Entwicklung der Zelle.

Unzweifelhaft können sämtliche Teilprozesse, welche die Ausgestaltung der Zelle bewirken, mehr oder weniger starke Hemmungen erfahren. Wir beschränken uns auf die Schilderung der Membran und einiger deutlich erkennbarer Inhaltsbestandteile der Zelle.

Hemmungen in der Entwicklung der Zellmembranen sprechen sich zumeist darin aus, daß ihr sekundäres Dickenwachstum ganz oder teilweise in Wegfall kommt; die Zellen der Epidermis, die Gefäße, die Sklerenchym- und Kollenchymzellen zeigen alsdann nur mäßig verdickte Wände, oder die typische Ausbildung des Sklerenchyms und Kollenchyms unterbleibt gänzlich.

Veranlaßt wird die Hypoplasie in der Mehrzahl der Fälle durch Ernährungsstörungen — gleichviel ob es sich um etiolierte Pflanzen handelt oder um solche, die unter Wasser oder im dampfgesättigten Raum kultiviert werden, oder ob Infektion durch parasitische Pilze oder Tiere die Störung herbeiführt[1]); in allen Fällen handelt es sich hinsichtlich der Membranausbildung um die gleichen Symptome. Schwach entwickelte Membranen finden sich ferner vielfach bei verzwergten Exemplaren, bei welchen die Bildung der mechanisch wirksamen Gewebe oft ganz unterbleibt. Gleichzeitig konstatieren wir in denselben Fällen fast überall, daß die Kutikula der Epidermiszellen eine abnorm schwache Entwicklung erfährt.

Ein Membranverdickungsprozeß besonderer Art ist der, welcher die bekannten Armpalissaden der *Pinus*-Nadeln kennzeichnet[2]): die unvollkommenen Septen der Mesophyllzellen kommen, wie Bonnier gezeigt hat, nicht zur Entwicklung, wenn die Pflanzen bei ununterbrochener Beleuchtung kultiviert werden[3]).

Nicht anders verhalten sich die Zellen der Kryptogamen. Hypoplasie der Membranausbildung beobachteten Mayus und Iwanoff an Uredineen,

---

1) Vgl. die oben genannte Literatur über Schattenblätter, ferner Wakker, Untersuchungen über den Einfluß parasitischer Pilze auf ihre Nährpflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, **24**, 499); Tubeuf, Pflanzenkrankheiten durch kryptogame Parasiten verursacht (Berlin 1895, 53 ff.); Kny, Eine Abnormität in der Abgrenzung der Jahresringe (Sitzungsber. Naturf. Fr. Berlin 1890, 138, dünnwandiges Herbstholz); Gauchery, a. a. O. 1899. Sehr auffällig ist, daß an schlecht ernährten Exemplaren (Beobachtungen an Wasserkulturen von Pethybridge, a. a. O. 1899) die Zellen im Zentralzylinder der Wurzeln abnorm dicke Wände besitzen.

2) Reinhardt, Die Membranfalten in den *Pinus*-Nadeln (Bot. Zeitg. 1905, **63**, 29).

3) Bonnier, Infl. de la lumière électr. continue s. la forme et la structure des pl. (Rev. gén. de bot. 1895, **7**, 241); Klebahn (Über eine krankhafte Veränderung der *Anemone nemorosa*. Ber. d. D. bot. Ges. 1897, **15**, 527) beobachtete nach Infektion durch Pilze Ersatz der Palissadenzellen durch einfachere Zellenformen.

die sich an schattigen Standorten entwickelt hatten; die Peridienzellen der Sonnenäzidien waren sehr dickwandig[1]).

Oogonien mit ungetüpfelten Wänden anstatt getüpfelter sah HORN[2]) an *Achlya* unter bestimmten Kulturbedingungen entstehen.

Diatomeen können unter ungünstigen Lebensverhältnissen ihre Schalenstruktur schwächer entwickelt zeigen, als unter normalen Bedingungen: nach HÉRIBAUD[3]) ist die Streifung der Schalen von *Gomphonema, Navicula, Stauroneis* und *Synedra* nur wenig ausgeprägt, wenn die Kulturen bei schwachem Licht gehalten werden, nach KARSTEN[4]) wird die Bildung der Kieselstäbchen an *Sceletonema costatum* unterdrückt, wenn die Organismen in völliger Ruhe auf dem Boden des Kulturgefäßes sich überlassen bleiben. Im ersten Falle wird die Membranentwicklung wohl auf die verminderte assimilatorische Tätigkeit der Zellen zurückzuführen sein; auch bei KARSTENS Experiment werden die ruhenden Zellen in ungünstigeren

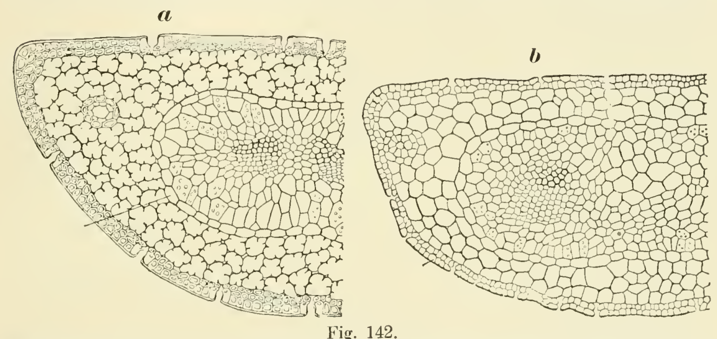


Fig. 142.
Qualitative Hypoplasie: Hemmung der Armpalissadenbildung. Querschnitt durch die Nadel von *Pinus austriaca*; *a* im gewöhnlichen (unterbrochenen), *b* im kontinuierlichen elektrischen Lichte kultiviert. Nach BONNIER.

Ernährungs- und Atmungsverhältnissen sich befunden haben, als diejenigen, welche in ununterbrochener passiver Bewegung fortwährend nährstoffhaltigen und sauerstoffreichen Wasserschichten zugeführt werden.

Bei *Oedogonium*, dessen Querwandbildung bekanntlich durch Ablagerung eines Zelluloseringes eingeleitet wird, läßt sich bei Verabfolgung reichlicher organischer Nahrung (Zucker) ein vereinfachter Modus der Wandbildung ohne Zellulosering beobachten[5]).

---

1) MAYUS, Die Peridienzellen der Uredineen in ihrer Abhängigkeit von Standortsverhältnissen (Zentralbl. f. Bakt. 1903, Abt. II, **10**, 644); IWANOFF, B., Untersuchungen über den Einfluß des Standortes auf den Entwicklungsgang und den Peridienbau der Uredineen (ibid. 1907, Abt. II, **18**, 265).

2) HORN, Experimentelle Entwicklungsveränderungen bei *Achlya polyandra* DE BARY (Ann. mycol. 1904, **2**, 207).

3) HÉRIBAUD, De l'infl. de la lumière et de l'altitude sur la striation des valves des Diatomées (C. R. Acad. Sc. Paris 1894, **118**, 82).

4) KARSTEN, Die Formveränderung von *Sceletonema costatum* (GREV.) GRUN. und ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren (Wissensch. Meeresunters. 1898, **3**, 13).

5) KLEBS, Bedingungen der Fortpflanzung bei Algen und Pilzen (Jena 1896, 288).

Zweitens kommen die chemischen Veränderungen in Betracht, welche die Wand vieler Zellen im Laufe ihrer Entwicklung durchmacht, besonders der Verholzungsprozeß. Während das Dickenwachstum der Membran bei den verschiedensten Gewächsen und durch störende Einflüsse der verschiedensten Art gehemmt werden kann, sind die Fälle selten, in welchen verdickte Zellenwände, wie die des Sklerenchyms, der Gefäße usw., von der Verholzung ausgeschlossen bleiben. Nach COSTANTIN kann bei Wasserkulturen die Verholzung in den Geweben der Wurzeln ausbleiben[1]; weitere Beispiele liefern die von *Roestelia* infizierten *Crataegus*-Zweige, deren Markstrahlparenchym unverholzt bleibt[2], die von *Albugo* befallenen *Raphanus*-Sprosse, deren Gefäße unverholzt bleiben[3] u. a. m. — Auffallend ist, daß auch unter den Lebensbedingungen, die unseren Obstbäumen bei der Kultur zur Verfügung gestellt werden — vielleicht sind reichliche Wasserzufuhr und überreiche Ernährung die ausschlaggebenden Faktoren — der Verholzungsprozeß ausbleiben kann: SORAUER[4] fand im Fruchtkuchen das Mark zum Teil unverholzt.

Weiterhin ist noch der Lösungserscheinungen zu gedenken, die unter normalen Verhältnissen an den Membranen mancher Zellen auftreten und zur Bildung von Zellfusionen, wie der Gefäße, führen. Unter abnormen Bedingungen kann die Lösung ausbleiben: statt der Gefäße kommen nur Tracheïden zur Entwicklung. Da unter der Einwirkung ungünstiger Lebensverhältnisse die Lumenweite der Gefäße stark abnimmt, ist es nicht immer leicht, über das Eintreten oder Ausbleiben der Fusion Auskunft zu geben. WAKKER sah die Resorption an verschiedenen von Pilzen infizierten Pflanzen ausbleiben (*Vaccinium-Exobasidium*, *Crataegus-Roestelia*, *Rhamnus-Puccinia*). Zweifellos wird sich auch in etiolierten Blättern und Stengeln und bei Individuen, die bei gehemmter Transpiration erwachsen sind, die gleiche Hemmung in der Ausbildung der wasserleitenden Elemente nachweisen lassen.

Schließlich kann die hypoplastische Ausbildung der Membran auch noch Eigenschaften betreffen, über welche die mikroskopische Untersuchung nicht ohne weiteres Auskunft gibt, wie ihre Festigkeit. Zusammenhängende Untersuchungen sind hierüber noch nicht angestellt worden[5]. —

* *
*

Von den Inhaltskörpern der Pflanzenzelle, die für unsere Betrachtungen in Frage kommen, sind die Chromatophoren, insbesondere die

---

1) COSTANTIN, Recherches sur l'infl. qu'exerce le milieu sur la structure des racines (Ann. sc. nat. bot., sér. 7, **1**, 135, 171).

2) WAKKER, a. a. O. 1892.

3) PEGLION, Studio anat. di alc. ipertrofie indotte dal *Cystopus candidus* in alc. org. di *Raphanus raphanistrum* (Riv. pat. veg. 1892, **1**, 265).

4) SORAUER, Nachweis der Verweichlichung der Zweige unserer Obstbäume durch die Kultur (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1892, **2**, 66, 143).

5) MÖBIUS (Über den Einfluß des Bodens auf die Struktur von *Xanthium spinosum* und über einige anatomische Eigenschaften dieser Pflanzen. Ber. der D. bot. Ges. 1904, **22**, 563) fand, daß auf magerem kalkhaltigem Sandboden das Holz der Achsen von *Xanthium spinosum* erheblich härter wird als auf Lehmboden, obwohl die anatomische Ausbildung des Xylemgewebes, der Grad der Membranverdickungen und der Verholzung bei Pflanzen beider Art dieselben bleiben; MÖBIUS nimmt an, daß die Membranen bei den Sandpflanzen besonders „dicht" sind, d. h. auf gleichem Raume eine größere Zahl Holzstoffteilchen besitzen als die Lehmpflanzen. — Ob nun wirklich gerade die dichte Lagerung der Holzstoffteilchen hierbei eine entscheidende Rolle spielt, mag dahingestellt bleiben.

Chloroplasten, die wichtigsten — nicht nur wegen ihrer weiten Verbreitung im Pflanzenreich und ihrer hervorragenden physiologischen Bedeutung, sondern auch wegen ihrer Empfindlichkeit den verschiedensten äußeren Faktoren gegenüber, durch welche ihre Entwicklung leicht und oft gehemmt wird.

Die Entwicklung der Chloroplasten kann in mehrfacher Weise aufgehalten werden: entweder bleiben die Chlorophyllkörner, die in einer Zelle vereinigt sind, in Zahl oder Größe hinter den normalen zurück, oder die Chlorophyllkörner erreichen nicht ihre normalen Qualitäten, indem die Metamorphose der Chromatophoren nicht normal abläuft, sondern vorzeitig zum Stillstand kommt.

Die Zahl der Chromatophoren bleibt z. B. in den Zellen vieler panaschierter Blätter, bei manchen Varietäten mit mattgrünen Blättern[1]) und bei den im dampfgesättigten Raume kultivierten Pflanzen hinter der normalen zurück. Unter denselben Verhältnissen ist auch die Größe der einzelnen Körner oft eine abnorm geringe. In *Zygnema*-Kulturen finden sich hier und da Zellen mit nur je einem Chloroplasten.

Die Durchsicht alternder Meeresalgenkulturen lehrt, daß unter dem Einfluß bestimmter ,,hemmender" Faktoren auch die Form der einzelnen Chromatophoren, die bei vielen Braun- und Rotalgen u. a. durch ihre reiche, charakteristische Gliederung auffallen, eine ,,Vereinfachung" erfahren kann.

Besonderes Interesse beanspruchen diejenigen Fälle, in welchen in den Chromatophoren abnormerweise die Bildung des charakteristischen grünen Farbstoffes, des Chlorophylls, ausbleibt.

Wie bekannt, erfolgt die Bildung des Chlorophylls nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen, sie setzt — von einigen Ausnahmen abgesehen — die Einwirkung des Lichtes voraus, ferner die Gegenwart von Eisen und von bestimmten organischen Nährstoffen[2]). Daraus ergibt sich, daß bei sehr verschiedenartig kombinierten, abnormen Lebensbedingungen die Ausbildung des grünen Farbstoffes unterbleiben wird. —

Der Einfluß der Temperatur wird schon ohne experimentelle Eingriffe im Frühjahr an Zwiebelgewächsen, Getreidepflanzen usw. kenntlich, die bei niedriger Temperatur gelblich gefärbte Blätter entwickeln[3]). Höher als bei ihnen liegt das Temperaturminimum für die Chlorophyllbildung bei der von MOLISCH[4]) studierten, panaschierten Varietät von *Brassica oleracea acephala*: im Kalthaus bei einer Temperatur von 4—7° C im Winter entwickelt die Pflanze weißgrün gescheckte oder völlig chlorophyllfreie Blätter, die aber nachträglich noch ergrünen, wenn die Pflanzen in eine Temperatur von 12—15° C gebracht werden. Die im Warmhaus neu gebildeten Blätter fand MOLISCH stets völlig grün. Bei Kultur im Kalthaus blieb vorwiegend das Blattgewebe in der Nähe der Nerven chloro-

---

1) Vgl. GRIFFON, a. a. O. 1899.

2) Über die Notwendigkeit der letzteren vgl. PALLADIN, Ergrünen und Wachstum der etiolierten Blätter (Ber. d. D. bot. Ges. 1891, **9**, 429).

3) Vgl. SACHS, Über den Einfluß der Temperatur auf das Ergrünen der Blätter (Flora 1864, **47**, 497); WIESNER, Entstehung des Chlorophylls 1877, 95; RITZEMA-BOS., Ergrünungsmangel infolge zu niederer Frühlingstemperatur (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1892, **2**, 136).

4) MOLISCH, Über die Panachüre des Kohles (Ber. d. D. bot. Ges. 1901, **19**, 32).

phyllfrei, während die übrigen Teile der Lamina den Farbstoff in normaler Weise entwickelten.

Hinlänglich bekannt sind die Wirkungen des Licht- und Eisenmangels: im Dunkeln oder bei Ausschluß von Eisen entstehen im allgemeinen bleiche Pflanzen, welche statt des normalen grünen Pigmentes nur einen gelblichen Farbstoff enthalten. Nach Kohl[1]) ist das gelbe Pigment als Karotin zu bezeichnen. Den Mangel an normalem Pigmentgehalt bezeichnet man bei eisenfrei kultivierten Exemplaren als Bleichsucht, Chlorose oder Ikterus, bei den im Dunkeln erwachsenen als Etiolement (s. o. S. 27 ff.). Auch an Pflanzen, welche in eisenhaltigem Substrat wachsen, können die Symptome der Chlorose vielleicht dann sichtbar werden, wenn die Zellen der Pflanze oder bestimmte Teile von ihnen unfähig werden, genügende Mengen von Eisen in sich aufzunehmen; eine Chlorose dieser noch sehr ungenügend erforschten Art scheint die am Rebstock beobachtete zu sein.

Als Ausnahmen von der Regel hinsichtlich des Lichtbedürfnisses haben vor allem die Keimlinge vieler Gymnospermen und verschiedene Algen zu gelten: sie ergrünen auch im Dunkeln, wenn ihnen die Nährmaterialien des Endosperms zur Verfügung stehen bzw. wenn ihnen von außen organische Nahrung zugeführt wird. Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß auch durch allzu reiche Zuführung von organischer Nahrung — wenigstens bei niederen Organismen — die Bildung des Chlorophylls unterdrückt werden kann[2]). Zumstein erhielt auf diese Weise farblose Euglenen (*Euglena gracilis*), die nach Verbrauch der organischen Substanz wieder durch grüne Formen ersetzt wurden. Karsten[3]) beobachtete Analoges an Diatomeen.

Der Einfluß der Ernährung läßt sich nicht leicht experimentell ermitteln, da die für die Chlorophyllbildung wichtigen Verbindungen durch die Tätigkeit der Zellen selbst entstehen. Hier ist der Beobachtungen zu gedenken, nach welchen enge Beziehungen zwischen der Bleichsucht vieler Gewächse und ihrem Standorte bestehen, die mit dem Eisengehalt des Bodens offenbar nichts zu tun haben. —

Bei panaschierten, etiolierten oder chlorotischen Individuen wird derjenige Schritt der Chromatophorenmetamorphose, der Leukoplasten zu Chloroplasten werden läßt, völlig aufgehoben oder doch nur unvollkommen erledigt. Dieselbe Hemmung können auch andere Schritte der Metamorphose erfahren: Rothert hat zahlreiche Beispiele dafür erbracht, daß die Entwicklung der Chloroplasten zu Chromoplasten infolge allzu schwacher

---

1) Kohl, Untersuchungen über das Karotin und seine physiologische Bedeutung in der Pflanze. Leipzig 1902.

2) Literatur bei Artari, Zur Ernährungsphysiologie der grünen Algen (Ber. d. D. bot. Ges. 1901, **19**, 7); Matruchot u. Molliard, Variations de structure sous l'infl. du milieu nutritif (Rev. gén. Bot. 1902, **14**, 113); Zumstein, Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **34**, 149); Beijerinck, Kulturversuche mit Zoochlorellen usw. (Bot. Zeitg. 1890, 48, 724) [Beobachtungen an *Scenedesmus*]; Krüger, Über einige aus Saftflüssen reingezüchtete Algen (Zopfs Beitr. 1894, **4**); Kurze Charakteristik einiger niederer Organismen im Saftflusse der Laubbäume (Hedwigia 1894, **33**, 241); Ternetz, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs (Jahrb. f. wiss. Bot. 1912, **51**, 435).

3) Karsten, Über farblose Diatomeen (Flora 1901 [Ergänzungsband], **89**, 404).

Belichtung unterbleiben kann (*Gnetum funiculare*, *Selaginella fimbriata* u. a.[1]).

Auch Verwandlungsschritte von zweifellos regressivem Charakter können mehr oder minder lange verzögert werden. Das herbstliche Verbleichen der Blätter wird unterdrückt, wenn die Leitungsbahnen der Spreiten rechtzeitig zerstört werden (STAHLS Versuche an *Ginkgo biloba* u. a.[2])). Ebenso wirken vielfach die Unterbrechungen der Leitungsbahnen, welche durch die Entwicklung von Gallen veranlaßt werden (*Oligotrophus annulipes* auf *Fagus* u. a.[3])); auch tierische und pflanzliche Parasiten, die nicht zur Gallenerzeugung befähigt sind, lassen an reifenden Früchten oder herbstlich sich verfärbenden Blättern sehr auffällige Reste der grünen Färbung noch lange bestehen bleiben (*Aspidiotus nerii* auf Zitronen[4]), *Phyllactinia guttata* auf *Acer*-Blättern usw.[5]).)

Durch Hemmung regressiver Verwandlungen, die in den oben erwähnten Fällen durch besonders leicht erkennbare Symptome sich unmittelbar bemerkbar macht, kann die Lebensdauer der Zellen und Zellenorgane beträchtliche Verlängerung erfahren. —

Die Produktion der Kristalle des oxalsauren Kalzium wird durch Umstände verschiedenster Art gehemmt[6]): Schattenblätter enthalten weniger Kristalle als Sonnenblätter; die in feuchter Luft oder bei Ausschluß des Lichtes kultivierten Exemplare sind ebenfalls arm an Kristallen, desgleichen die chlorophyllfreien Teile panaschierter Blätter. Nach RAUWENHOFF[7]) fehlen in etiolierten Exemplaren von *Polygonum cuspidatum* die Kristalle gänzlich. Weitere Untersuchungen hierüber wären erwünscht. — VANDEVELDE[8]) stellte weiterhin fest, daß gallentragende Blätter besonders kristallarm sind. — Künftige Untersuchungen werden klarzustellen haben, ob durch abnorme Lebensbedingungen auch die Form der einzelnen Kristalle beeinflußt, und etwa die Bildung regelmäßiger Einzelkristalle verhindert werden kann. Selbstverständlich ist, daß bei Kultur von Sämlingen in kalkfreien Medien die Ausbildung der Kalziumoxalatkristalle sehr gehemmt erscheint oder völlig ausbleibt. —

---

1) ROTHERT, Über Chromoplasten in vegetativen Organen (Bull. Acad. Sc. de Cracovie 1911, 189, 232).

2) STAHL, Zur Biologie des Chlorophylls. Jena 1909.

3) KÜSTER, Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911, 376.

4) KOCHS, Beiträge zur Einwirkung der Schildläuse auf das Pflanzengewebe (Jahrb. d. Hamburger wiss. Anst. 1900, **17**, 3. Beiheft).

5) Vgl. z. B. CORNU, Prolongation de l'activité végét. des cellules chlorophylliennes sous l'infl. d'un parasite (C. R. Acad. Sc. Paris 1881, **93**, 1162).

6) SCHIMPER, A. F. W., Über Kalkoxalatbildung in den Blättern (Bot. Zeitg. 1888, **46**, 65); KOHL, Anat.-phys. Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsalze in der Pflanze, 1889, 50 u. a. O.; WEHMER, Die Oxalatabscheidung im Verlauf der Sproßentwicklung usw. (Bot. Zeitg. 1891, **49**, 149); Zur Frage nach dem Fehlen oxalsaurer Salze (Landwirtsch. Versuchsstat. 1892, **40**, 109); vgl. ferner MONTEVERDE, Über den Einfluß des Lichtes auf die Bildung des oxalsauren Kalkes in der Pflanze [russisch] (Arb. Petersb. Naturf. Ges., **18**, 46); CUBONI, App. s. anat. e fisiol. d. foglie d. vite (Riv. Enol. e Viticolt., sér. 2, **2**; cf. Bot. Zentralbl. 1884, **17**, 332); DUFOUR, Infl. de la lumière s. la forme et la struct. d. feuilles (Ann. sc. nat. bot. 1887, sér. 7, **5**, 311); BUSCALIONI, Studii sui cristalli di ossalato di calcio (Malpighia 1896, **9**, 469), sowie die in den nächsten Anmerkungen zitierten Arbeiten.

7) RAUWENHOFF, Sur les causes et l. formes anormales d. pl. qui croissent d. l'obscurité (Ann. Sc. Nat. Bot. 1877, sér. 6, **5**, 267).

8) VANDEVELDE, Bijdr. tot de phys. d. gallen: het aschgehalte d. angetocte bladeren (Bot. Jaarb. Dodonea 1896, **8**, 102).

Ähnlich wie die Kristalle, verhalten sich die Zystolithen. Auch ihre normale Ausbildung setzt die Versorgung der Pflanze mit Kalzium voraus. Fehlt das letztere, so wird nach CHAREYRE[1]) nur der Stiel des Zystolithen noch angelegt, die Ausbildung des Zelluloseknopfes unterbleibt. Mangelhafte Ausbildung erfahren die Zystolithen in unzulänglich belichteten Blättern (*Ficus elastica* nach KOHL[2]), dabei scheint, wie in vielen anderen Fällen der Zellenhypoplasie, die Herabsetzung der Transpiration das Maßgebende zu sein: wenigstens erhielt ich bei Blättern von *Ficus elastica* rudimentäre Zystolithen, wenn bei fortgesetztem Lichtgenuß die Transpiration gehemmt wurde. Etiolierte Blätter der Akanthazeen bilden normale Zystolithen aus, bei den Morazeen und Urtikazeen bleibn diese unter denselben Verhältnissen rudimentär: die Kalkinkrustation wird durch Lichtmangel gehemmt. Auch die Haare der Borragineen bleiben bei etiolierten Exemplaren (nach CHAREYRE) kalkarm. — Über kalkfreie Zystolithen berichtete MELNIKOFF[3]).

Anthozyanbildung sehen wir nach Ernährungsstörungen mannigfaltiger Art ausbleiben. Keimlinge von *Polygonum fagopyrum* können nach BATALIN[4]) nur bei Belichtung roten Farbstoff entwickeln. Bei anderen Pflanzen ist die Hemmung der Anthozyanbildung infolge Dunkelkultur eine unvollkommene; die Spreiten der *Beta vulgaris* entwickeln bei Etiolement das Pigment vorzugsweise am Geäder. Züchtern und Gärtnern ist längst bekannt, daß auch Kultur an schattigen Standorten oft hinreicht, um Anthozyanbildung zu unterdrücken oder abzuschwächen[5]). Auch die Blüten vieler Pflanzen bedürfen zur Entwicklung ihres roten oder blauen Pigmentes der Einwirkung des Lichtes; andere freilich entfalten auch im Dunkeln normal gefärbte Blüten oder solche, die an Intensität ihrer Färbung nur wenig hinter den normalen zurückbleiben. Bei *Orchis ustulatus* verliert nur der Helm seine Farbe[6]). Wie die Blüten, verhalten sich auch die Früchte verschiedener Art hinsichtlich der Pigmentbildung unter abnormen Lebensverhältnissen ungleich. Daß sich Aprikosen, Äpfel, Birnen usw. nur an der besonnten Seite rot färben, ist seit SENEBIER oft genug hervorgehoben worden; andererseits hat LAURENT[7]) gezeigt, daß die Reben mit blauen Früchten bei der Bildung ihres Pigmentes nicht auf die Wirkungen direkten Lichtgenusses angewiesen sind. ASKENASY beobachtete, daß entblätterte Sprosse von *Antirrhinum majus* und *Digitalis purpurea* weiße Blüten entwickelten — offenbar die Folge der Ernährungsstörung, die der Blattverlust

1) CHAREYRE, S l'origine et la formation trichomatique de quelques cystolithes (C. R. Acad. Sc. Paris 1883, **93**, 1073); Sur la form. d. cystol. et leur résorption (Ibid., 1594); Nouv. rech. s. l. cystol. (Rev. d. Sc. Nat., Montpellier, sér. 3, **3**, 523).

2) KOHL, a. a. O. 1889, 111.

3) MELNIKOFF, Untersuchungen über das Vorkommen des $CaCO_3$ in Pflanzen (Dissertation, Bonn 1877, 35); vgl. hierzu auch KOHL, a. a. O., 141 und die Beobachtungen von MOLISCH über normal kalkfreie Zystolithen (Öst. bot. Zeitschr. 1882, **32**, 345).

4) BATALIN, Die Einwirkung des Lichtes auf die Bildung des roten Pigments (Acta horti Petropol. 1879, **6**).

5) Zahlreiche Beispiele z. B. bei PYNAERT (*Alternanthera atropurpurea*, *Coleus*, *Dracaena*, *Pandanus Veitchii*. *Saxifraga* u. a.), De l'infl. de la lumière sur la végét. des pl. cultivées en serre (Bull. congr. internat. de bot. et d'hortic. 1884, 299).

6) Vgl. die Notizen von ASKENASY, Über den Einfluß des Lichtes auf die Farbe der Blüte (Bot. Zeitg. 1876, **34**, 1); auch BEULAYGUE, Infl. de l'obscurité s. l. dével. d. fleurs (C. R. Acad. Sc. Paris 1901, **132**, 720).

7) LAURENT, Infl. de la radiation sur la coloration des raisins (C. R. Soc. Roy. Bot. Belgique 1890, **29**, 2, 71).

für die Pflanzen bedeutete; Laurent (a. a. O.) erreichte dasselbe dadurch, daß er die Blätter verdunkelte, die Blüten aber im Licht sich entwickeln ließ — leider nennt er die Pflanzen nicht, mit welchen er operierte; bei *Syringa* entwickelten diejenigen Infloreszenzen, unter welchen Laurent die Zweige geringelt hatte, nur blasse Blüten; die Trauben blauer Rassen waren unvollkommen gefärbt, wenn durch Ringelung der Zweige die Nährstoffzufuhr zu ihnen beschränkt wurde — die Färbung blieb ganz aus, wenn die Trauben geringelter Triebe gleichzeitig noch im Dunkeln gehalten wurden.

Die Mitteilungen, daß *Petunia* und *Brachycome* in Indien[1]), daß *Carduus nutans* in der Nähe der Schwefelbäder von Pjätigorek (Rußland) nur weiße Blüten entfalten[2]), verdienen Beachtung, aber wohl auch Nachprüfung.

Daß manchen homogenen Bakterien unter bestimmten Kulturbedingungen die Fähigkeit zur Farbstoffproduktion vorübergehend abhanden kommt, z. B. dem *Micrococcus prodigiosus* bei hoher Temperatur (40° C), mag nur beiläufig erwähnt werden.

Unvollkommene Differenzierung der Gewebe.

Besonders auffällig wird die Hemmung der Gewebedifferenzierung in allen denjenigen Fällen, in welchen die Elemente bestimmter Zellenkomplexe in gleicher Weise sich entwickeln, während unter normalen Verhältnissen in ihnen bestimmte Zellindividuen oder Zellengruppen sich anders ausgestalten als die benachbarten: die Hypoplasie gibt sich alsdann darin kund, daß ein homogenes Gewebe da entsteht, wo wir unter normalen Verhältnissen ein aus verschiedenartigen, wohldifferenzierten Schichten und Gruppen zusammengesetztes zu finden gewohnt sind. Ist die Hemmung der Gewebedifferenzierung nur eine unvollkommene, so werden die Anteile eines Gewebes zwar verschiedenartig sich entwickeln, aber dabei nicht so weit voneinander differieren, wie beim normalen Verlauf der Ontogenese.

Es ist klar, daß diese Art der Hypoplasie nicht an allen Organismen zum Ausdruck kommen kann: ausgeschlossen bleiben von vornherein die einzeln lebenden einzelligen Organismen und von den vielzelligen diejenigen, welche nur aus gleichartigen Zellen sich zusammensetzen. Bekanntlich ist aber bei den meisten vielzelligen Pflanzen — auch bei den Algen und Pilzen bereits — eine deutliche Differenzierung ihrer Gewebe erkennbar.

Bevor wir zu ihnen übergehen, sind noch einige Worte über die einzelligen Organismen notwendig. Nur diejenigen kommen für unsere Betrachtungen in Frage, welche sich zu Kolonien mit unterschiedlich ausgebildeten Komponenten vereinigen. Bei den Kolonien von *Scenedesmus caudatus*, deren Endzellen mit langen, zarten Gallerthörnern ausgestattet sind, bleibt, wie Senn gezeigt hat[3]), unter abnormen Lebensbedingungen (sauerstoffreiche Nährlösung in gewöhnlicher Konzentration oder hoch konzentrierte Nährlösung ohne Beihilfe von Sauerstoff) die Hörnerbildung aus, indem an allen Teilen der Kolonie die Gallert als gleichmäßiger Über-

1) Gard. Chron. 1881, 1, 627.

2) Riesenkampf, Bemerkungen über einige in verschiedenen Gegenden des russischen Reiches vorkommende Anomalien in der Form und Farbe der Gewächse (Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou 1882, 85).

3) Senn, Über einige koloniebildende einzellige Algen (Bot. Zeitg. 1899, Abt. I, **52**, 39).

zug zur Ausbildung kommt. Die gleiche Hemmung in der Diffferenzierung der Kolonien macht sich bei *Pediastrum Boryanum* bemerkbar, dessen tafelförmige Kolonien aus polygonalen, am Rande zweiarmigen Zellen sich zusammensetzen, bei künstlicher Kultur aber hier und da ihre Hörner verlieren u. a. m. — Dieselbe Hemmung läßt sich ferner an Kolonien hautloser Individuen studieren: bei *Dictyostelium mucoroides* tritt bei normalen Lebensbedingungen unter den Individuen, die sich zum Aggregatplasmodium vereinigt haben, bei der Bildung des Fruchtkörpers eine Differenzierung im Schicksal der Komponenten ein, derart, daß ein Teil der Amöbenmasse zur Bildung eines Stieles verwendet wird, die übrigen sich zu Sporen umwandeln. Von POTTS[1]) ist der interessante Nachweis erbracht worden, daß unter bestimmten abnormen Verhältnissen diese Differenzierung ausbleibt, daß unter Wasser sowie auf konzentriertem Nähragar (5,5% KNO_3) die ganze Amöbenmasse zu Sporen sich verwandelt, und daß umgekehrt bei Entwicklung unter einer Ölschicht ausschließlich sterile Stielzellen gebildet werden. Es werden somit bald die einen, bald die anderen Differenzierungsvorgänge aus dem Entwicklungsgang des Zellenaggregats ausgeschaltet. —

Was die Differenzierung der Gewebe der vielzelligen und normalerweise aus ungleichartigen Zellformen sich aufbauenden Gewächse betrifft, so läßt sich ungeachtet ihrer Mannigfaltigkeit sagen, daß es überhaupt kein Organ gibt, dessen Gewebe nicht durch mehr oder minder energisch einwirkende Faktoren in ihrer Differenzierung gehemmt werden könnten.

Die Hemmung in der Gewebedifferenzierung zeigt sich in sehr vielen Fällen kombiniert mit quantitatierter Hypoplasie, besonders mit quantitativ schwacher Entwicklung der sekundären Gewebe. Der Satz DUBARDS, nach welchem „la différenciation d'une tige à tous égards est d'autant plus profonde que le développement du cylindre central par rapport à l'ecorce est plus considérable[2])“, ist beim Vergleich verschiedenartiger normaler Achsen eines Individuums gewonnen worden, gilt aber auch für die Beurteilung abnorm entwickelter.

So wie früher wollen wir uns auch hier auf die Behandlung einiger Gewebeformen beschränken, da durch sie die Mannigfaltigkeit der in Rede stehenden hypoplastischen Bildungen hinreichend deutlich sich erläutern lassen wird.

Bei den Gefäßpflanzen wollen wir der Reihe nach die Ausbildung der Epidermis, des Mesophylls, der leitenden und der mechanischen Gewebe besprechen.

Epidermis, Mesophyll. Auf Querschnitten durch Blätter und Stengel sieht man, soweit an letzteren das primäre Hautgewebe noch erhalten ist, die Epidermis von dem darunter liegenden Gewebe meist scharf abgesetzt. Neben den Größenunterschieden, die zwischen den Zellen der Epidermis einerseits, den des Mesophylls und der Grundgewebsrinde andererseits bestehen, kommt dabei noch der unterschiedliche Gehalt an Chlorophyll, die charakteristische Form der Mesophyllzellen, die Wandverdickungen bei den Rindenzellen u. v. a., je nach der betreffenden Pflanzenspezies, zur Geltung. Der Unterschied zwischen der Epidermis

---

1) POTTS, Zur Physiologie des *Dictyostelium mucoroides* (Flora 1902, **91** [Ergänzungsband], 281).

2) DUBARD, Recherches sur les plantes à bourgeons radicaux (Ann. sc. nat. bot. 1903, sér. 8, **17**, 109, 281).

und den unter ihr liegenden Gewebeschichten kann nun aufgehoben oder wenigstens abgeschwächt werden, indem die inneren Gewebe ihre Fähigkeit zu charakteristischer Ausbildung verlieren, wie bei den in Fig. 142 abgebildeten Nadeln von *Pinus austriaca*, bei welchen die Zellen des Hypoderms ebenso wie die der Epidermis dünnwandig geblieben sind — oder indem die Zellen der Epidermis denselben Entwicklungsgang einschlagen, wie er unter normalen Lebensbedingungen nur den tieferliegenden Schichten zukommt: bei submerser Lebensweise entwickelt sich in den Zellen der Epidermis reichlich Chlorophyll, z. B. in den pfeilförmigen Blättern von *Sagittaria*, die zwangsweise unter dem Wasserspiegel sich entwickeln[1]).

Vergleicht man die Zellen der Epidermis untereinander, so können, wie bekannt, ihre formalen und funktionellen Charaktere einen sehr verschiedenen Grad der „Arbeitsteilung" erkennen lassen — andererseits vermissen wir nicht selten eine solche ganz und gar: bei vielen Blättern stellt die oberseitige Epidermis eine vollständig homogene Gewebeplatte dar, die durchweg aus gleichartigen Zellen sich zusammensetzt, während in der Mehrzahl der Fälle sich Elemente verschiedener Art an ihrer Zusammensetzung beteiligen: sehen wir von den Gewächsen ab, bei welchen bestimmte Epidermiszellen als Kristallschläuche, Sekretbehälter oder zystolithen-führende Idioblasten besondere Entwicklung erfahren, so kommen hauptsächlich drei besonders wichtige Formen von Oberhautzellen bzw. ihren Derivaten in Frage: die Schließzellen, die Haare und die verschleimten Epidermiszellen.

Eine Hemmung in der Entwicklung der Schließzellen läßt sich an verschiedenen Pflanzen durch Mittel verschiedenster Art erreichen: herabgesetzte Transpiration und schwache Belichtung bedingen eine Verminderung der Stomata: nach den Zählungen von Stapf kommt bei *Solanum tuberosum* unter normalen Verhältnissen auf 46 Epidermiszellen eine Spaltöffnung; bei den Exemplaren, die er bei Gaslicht groß werden ließ, entfiel erst auf 204 Epidermiszellen ein Schließzellenpaar[2]). Bei *Mesembrianthemum* fand Brenner[3]) bei Kultur im feuchten Raum kaum halb so viel Stomata wie an den unter normalen Lebensverhältnissen erwachsenen Exemplaren. Die gleiche Reduktion der Stomata ist bei den Schattenblättern gegenüber den Sonnenblättern zu konstatieren[4]).

Ebenso wie der Aufenthalt in feuchter Luft und oft noch energischer als dieser wirkt die Berührung mit flüssigem Wasser. Schwimmblätter, welche die Wasseroberfläche nicht erreichen, entwickeln (nach Mer) nicht so viele Spaltöffnungen wie diejenigen, welche bis zu ihr emporwachsen. Bei manchen Pflanzen bleibt schließlich unter der Einwirkung des nassen

1) Vgl. Costantin, Rech. s. l. Sagittaire (Bull. Soc. Bot. France 1885, **32**, 218).

2) Stapf, Beiträge zur Kenntnis des Einflusses geänderter Vegetationsbedingungen auf die Formbildung der Pflanzenorgane usw. (Verh. zool.-bot. Ges. 1879, **28**, 238). Den weiteren Angaben von Stapf entnehmen wir, daß bei der „Dunstform" schon auf 50 Epidermiszellen eine Spaltöffnung kam, bei den im Zimmer kultivierten erst auf 113.

3) Brenner, Untersuchungen an einigen Fettpflanzen (Flora 1900, **87**, 387). Auffällig ist, daß bei anderen Sukkulenten unter den gleichen Kulturbedingungen die Zahl der Spaltöffnungen zunimmt (bei *Crassula* 110—160 bzw. 100—110 statt 90 bzw. 70). Vgl. auch die Resultate von Wollny, W., Untersuchungen über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf das Wachstum der Pflanzen (Diss.) (Forsch. Gebiet Agrikultur-Physik 1898, **20**). — Weitere Literatur ist noch in den nächsten Anmerkungen genannt.

4) Dufour (Influence de la lumière sur la structure d. feuilles. Bull. Soc. Bot. France 1886, **33**, 92) und Mer (Observ. sur la répartition d. stomates etc. Ibid., 121) stellten fest, daß Schattenblätter weniger Spaltöffnungen besitzen als Sonnenblätter.

Elements die Bildung der Stomata ganz aus. Bei vielen Gewächsen, die „normalerweise“ Luft- und Wasserblätter entwickeln, finden sich Stomata nur an den ersteren; bei *Stratiotes* ist der submerse Teil des Blattes frei von Spaltöffnungen, der emerse besitzt welche. Den Blättern von *Marsilia* die sich unter Wasser entwickeln, fehlen die Spaltöffnungen völlig oder fast völlig[1]).

Ähnlich wie mit den Spaltöffnungen, steht es mit den Haaren. Makroskopisch leicht zu kontrollieren, hat die Abhängigkeit der Behaarung von Klima und Kulturbedingungen schon frühe Beachtung gefunden[2]). Auch die Trichome werden in ihrer Entwicklung von denselben Faktoren gehemmt, auf die wir schon wiederholt Bezug nehmen mußten: etiolierte, schlecht transpirierende oder submers vegetierende Pflanzen entwickeln nur ein dürftiges Haarkleid[3]). An geeigneten Objekten läßt sich auch völliger Haarmangel erzielen, z. B. an Kartoffeltrieben, an *Polygonum amphibium* (nach KERNER) u. a. —

Auch die Bildung der Wurzelhaare, die als besonders empfindliche Objekte bekannt sind, kann leicht gehemmt oder gänzlich unterdrückt werden. An vielen Pflanzen kann schon in Wasserkulturen[4]) bei Berührung mit dem nassen Element die Bildung von Wurzelhaaren ausbleiben. In anderen Fällen sehen wir sie erst in Nährlösungen von ungeeigneter Zusammensetzung verschwinden; so sah SCHWARZ in schwachen Lösungen (0,2 % KNO_3) noch Wurzelhaare entstehen, in starken (1,5%) nicht mehr. Auch die qualitative Zusammensetzung der Nährlösung ist von großer Bedeutung: *Tradescantia*-Wurzeln bleiben in Ca-freien Nährmedien unvollkommen behaart, in Ca-haltigen Lösungen sind die Haare zahlreich

1) COSTANTIN, Etude sur les feuilles d. pl. aquatiques (Ann. Sc. Nat. Bot. 1886, sér. 7, **3**, 94); Infl. du milieu aquatique s. l. stomates (Bull. Soc. Bot. France 1885, **32**, 259); SCHMIDT, E., Einige Beobachtungen zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Polygonum* (Dissertation, Bonn 1879); MASSART, L'accomodation individuelle chez *Polygonum amphibium* (Bull. Jard. Bot. Bruxelles 1902, **1**, fasc. 2). — Die Frage, ob durch ungünstige Lebensbedingungen die Bildung der Stomata sich unterdrücken läßt, dürfte eine der ersten aus dem Gebiet der pathologischen Pflanzenanatomie sein, die experimentell in Angriff genommen wurden. In seiner „Anatomie der Pflanzen“ (Berlin 1807) widerlegt RUDOLPHI die Angabe von DE CANDOLLE (1801), nach dessen Erklärung „la lumière est encore nécessaire au développement des pores. Les plantes étiolées n'en ont aucun“. An etiolierten Blättern von *Ipomoea carnea* und *I. violacea* fand RUDOLPHI Spaltöffnungen in normaler Anzahl, ebenso an den jugendlichen Blättern der Bambusen, von *Calla* usw., die noch nicht vom Lichte getroffen waren. Bei panaschierten Blättern von *Arundo donax*, *A. colorata*, *Agave americana* u. a. (die RUDOLPHI ebenfalls zu den etiolierten rechnet) sind nach ihm auf grünen und entfärbten Blattteilen gleichviel Poren anzutreffen. — Ferner widerlegt RUDOLPHI die weitere Angabe von DE CANDOLLE (a. a. O.), nach welcher Landpflanzen unter Wasser gezogen ihre Spaltöffnungen nicht mehr bilden können. Versuche mit *Mentha* bewiesen das Gegenteil. „Wer eine auf dem Trocknen zu leben bestimmte Pflanze unter Wasser zieht (RUDOLPHI, a. a. O. 69), wird ihr dadurch nicht die Poren nehmen“.

2) Vgl. die Lehrbücher vom Anfang des vorigen Jahrhunderts. Auch auf GOETHE ließe sich hier zurückkommen.

3) Einige Literaturangaben: KRAUS, C., Beobachtungen über Haarbildung, zunächst an Kartoffeltrieben (Flora 1876, **59**, 153); KERNER, Pflanzenleben 1898, **2**, 449; COSTANTIN, a. a. O. 1886; SCHOBER, Über das Wachstum der Pflanzenhaare an etiolierten Blatt- und Achsenorganen (Zeitschr. f. ges. Naturwiss. 1886, **58**, 536); WOLLNY, W., a. a. O. 1898; KRAUS, AUG., Beiträge zur Kenntnis der Keimung usw. unter Wasser (Dissertation, Kiel 1901).

4) COSTANTIN, Recherches sur l'influence qu'exerce le milieu sur la structure des racines (Ann. sc. nat. bot., 1885, sér. 7, **1**, 135, 174); BONDOIS, Contribution à l'étude de l'influence du milieu aquatique sur les racines des arbres (ibid. 1913, sér. 9, **18**, 1).

und wohlausgebildet[1]). Die Toxine, die im Sumpfwasser enthalten sind, unterdrücken bei demselben Objekt die Wurzelhaarbildung[2]).

Nichts wesentlich Neues bringt die Untersuchung der verschleimten Epidermiszellen. Sie fehlen vielfach bei der Wasserform von *Polygonum amphibium*[3]), an Exemplaren von *Salix retusa* und *Daphne striata*, die in feuchter Luft kultiviert werden[4]). Auch durch Pilzinfektion kann ihre Entwicklung gehemmt werden[5]), sowie durch die unbekannten Faktoren, welche die Panaschierung der Blätter hervorrufen (Beobachtungen an *Crataegus monogyna* und *Ulmus campestris*)[6]).

Bei der Behandlung des Mesophylls sehen wir wiederum von den relativ seltenen Zellenformen, wie Kristallschläuchen und Sekretbehältern, von den Sklereïden und den wasserspeichernden Teilen ab und beschränken uns auf das als Assimilationsgewebe ausgebildete Mesophyll. Eine deutlich erkennbare Differenzierung in den Schichten des letzteren tritt, wie bekannt, namentlich bei den bifazial gebauten Blättern ein, welche unter der oberseitigen Epidermis eine oder mehrere Reihen Palissadenzellen und unter diesen mehrere Lagen Schwammparenchym entwickeln. Wird die Differenzierung des Mesophylls gehemmt, so entsteht ein homogenes Blattgewebe, das durchweg aus rundlichen, den Elementen des typischen Schwammparenchyms mehr oder weniger ähnlichen Zellen sich zusammensetzt, oder bei dem nur in einer geringeren Anzahl von Schichten als unter normalen Verhältnissen die Zellen zu Palissaden herangewachsen sind. Diese Hemmung der Differenzierung ist erkennbar an submers kultivierten Landpflanzen, an etiolierten Blättern, an Schattenblättern, bei kontinuierlicher elektrischer Belichtung (vgl. Fig. 142), bei allzugroßer Trockenheit, bei Kultur im dampfgesättigten Raum, bei Ausschluß der Kohlensäure, nach Infektion durch tierische oder pflanzliche Parasiten, unter dem Einfluß des alpinen und hochnordischen Klimas, bei der Panaschierung und in anderen Fällen[7]). In allen verschwinden die Palissadengewebe teilweise,

---

1) Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen (Tübinger Untersuch. 1883, **1**, 135); Loew, Über die physiologischen Funktionen der Kalzium- und Magnesiumsalze im Pflanzenorganismus (Flora 1892, **75**, 368). Nach Dassonville (Infl. des sels minéraux sur la forme et la structure des végétaux. Rev. gén. de Bot. 1896, **8**, 284) bleibt die Haarbildung in destilliertem Wasser aus; vgl. hierzu auch die Angaben von Pethybridge (a. a. O.); Hansteen, Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, **47**, 289); vgl. ferner Snow, The development of root hairs (Bot. Gaz. 1905, **40**, 12).

2) Rigg, The effect of some puget sound bog waters in the root hairs of *Tradescantia* (Bot. Gaz. 1913, **55**, 314).

3) Volkens, Standort und anatomischer Bau (Jahresber. Berl. Garten 1885, **3**, 1).

4) Lazniewski, Beiträge zur Biologie der Alpenpflanzen (Flora 1896, **82**, 224).

5) Neger, Beiträge zur Biologie der Erysipheen (Flora 1902, **90**, 221).

6) Timpe, a. a. O. 1900 (s. o. S. 9).

7) Die reichliche Literatur über diese Frage macht mehr denn je eine Beschränkung auf einige Beispiele notwendig: Bois et Gallaud, Modific. anat. et phys. provoquées ds. certaines pl. tropic. par le changement de milieu (C. R. Acad. Sc. Paris 1905, **141**, 1033; Reduktion der Sekretorgane bei Gewächshauskultur); Bondois, Contrib. à l'étude de l'infl. du milieu aquatique sur les racines des arbres (Ann. sc. nat. bot. 1913, sér. 9, **18**, 1); Bonnier, Infl. de la lum. électr. continue sur la forme et la struct. d. pl. (Rev. gén. Bot. 1895, **7**, 241); Börgesen, Bidrag til Kundskaben om arktiske Pl. Bladbygning (Bot. Tidskr. 1895, **19**, 219); Brenner, Klima und Blatt bei der Gattung *Quercus* (Flora 1902, **90**, 114); Burgerstein, Transpiration der Pflanzen 1904, 47 ff.; Costantin, Etudes sur l. feuilles d. pl. aquatiques (Ann. Sc. Nat. Bot. 1886, sér. 7, **3**, 94); Infl. du séjour sous le sol s. l. struct. anat. d. tiges. (Bull. Soc. Bot. France 1883, **30**, 230); Et. comp. d. tiges aériennes et souterr. d. Dicotyl. (Ann. Sc. Nat. Bot. 1883, sér. 6, **16**, 4); Rech.

oft sogar völlig (Fig. 143): es entsteht ein homogenes Mesophyll. — Durch die hier genannten abnormen Lebensbedingungen lassen sich bei sehr vielen und bei Pflanzen der verschiedensten Art hinsichtlich der Blattstruktur dieselben Hemmungsbildungen erzielen; doch ist nicht zweifelhaft, daß bei Pflanzen von besonderen Lebensgewohnheiten die normale Entwicklung mancher Gewebe auch noch die Erfüllung besonderer Bedingungen voraussetzt. So z. B. wird — nach J. SCHMIDT — die normale Blattstruktur mancher Halophyten nur bei Versorgung der Pflanze mit Chlornatrium erreicht[1]).

Leitende und mechanische Gewebe. Auch bei Besprechung der Achse ließe sich manches über unvollkommene Differenzierung der Epidermis, des Assimilationsgewebes in der Rinde usw. sagen. Im allgemeinen gilt für sie das bei Besprechung der Blätter Gesagte. Desgleichen bringt auch die Betrachtung der leitenden und der mechanischen Gewebe, welche im allgemeinen den Achsenteilen ihren histologischen Charakter geben, nichts wesentlich Neues. Die Leitbündel nehmen bei gehemmter Entwicklung der Achsen an Zahl ab, die einzelnen Bündel verarmen, die Aus-

---

sur la struct. de la tige d. pl. aquatiques (Ibid. 1884, sér. 6, **19**, 287); DASSONVILLE, Action des sels sur la forme et la structure d. végét. (Rev. gén. de Bot. 1896, **8**, 284 und 1898, **10**, 15); DETTO, Die Theorie der direkten Anpassung 1904; DUCHARTRE, Infl. de la sécheresse s. l. végétation et la struct. d l'Igname de Chine (*Dioscorea Batatas*) (Bull. Soc. Bot. France 1885, **32**, 156); DUFOUR, Infl. de la lumière sur les feuilles (Ann. Sc. Nat. Bot. 1887, sér. 7, **5**, 311); EBERHARDT, Infl. de l'air sec et de l'air humide sur la forme et sur la struct. des végét. (Ann. Sc. Nat. Bot. 1903, sér. 8, **18**, 61); FARMER und CHANDLER, On the infl. of carbon dioxide etc. (Proc. R. Soc. 1902, **70**, 413); FRANÇOIS, Rech. s. l. plantes aquatiques (Ann. Sc. Nat. Bot. 1908, sér. 9, **7**, 25); FRIEDEL, Infl. d'une faible pression d'oxygène sur la struct. anat. des pl. (Rev. gén. de bot. 1904, **16**, 305); GAULHOFER, Über die anatomische Eignung der Sonnen- und Schattenblätter zur Lichtperzeption (Ber. d. D. bot. Ges. 1908, **26** a, 484); HARTMANN, Anatomische Vergleichung der Hexenbesen der Weißtanne mit den normalen Sprossen derselben (Dissertation, Freiburg i. Br. 1892); KELLER, Biologische Studien I: Anpassungsfähigkeit phanerogamer Landpflanzen an das Leben im Wasser (Biol. Zentralbl. 1897, **17**, 99); KLEBS, Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche (Abhandl. Heidelberger Akad. d. Wiss., Mathem.-naturwiss. Kl. 1914, 3. Abh.); KÖVESSI, Rech. biol. s. l'aoûtement des sarments de la vigne (Rev. gén. de bot. 1901, **13**, 193); KUMAKIRI, On the physiol. effects of an excess of magnesia upon barley (Bull. coll. agricult. Tokyo 1906—08, **7**, 441); KÜSTER, Die Gallen der Pflanzen 1911; LEIST, Einfluß des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter (Mitt. Naturf. Ges. Bern 1889); LOTHELIER, Infl. de l'état hygrométrique et de l'éclairement s. l. tiges et l. feuilles d. pl. à piquants (Thèse, Lille 1893); Rech. s. l. pl. à piquants. (Rev. gén. Bot. 1893, **5**, 480); MER, Rech. s. l. causes de la struct. d. feuilles (Bull. (Soc. Bot. France 1883, **30**, 110); MOLLIARD, Rech. s. l. cécidies florales (Ann. Sc. Nat. Bot. 1895, sér. 8, **1**, 67); Structure des végétaux à la lumière sans gaz carbonique, en présence de matières organiques (C. R. Acad. Sc. Paris 1906, 2. janv.); MOLZ, Untersuchungen über die Chlorose der Reben (Zentralbl. f. Bakt. 1907, Abt. II, **19**, 461); PERSEKE, Über die Formveränderung der Wurzel in Erde und Wasser (Dissertation, Leipzig 1877); REED, Some points on the morph. and phys. of fasciated seedlings (Ann. of bot. 1912, **26**, 389); SCHENCK, Über Strukturänderung submers vegetierender Landpflanzen (Ber. d. D. bot. Ges. 1884, **2**, 481); SCHMIDT, J., Om ydre faktorers inflydelse paa Løvbladets anat. bygning hos en af vore strandpl. (Bot. Tidskr. 1899, **22**, 145); STAHL, a. a. O.; TEODORESCO, Infl. de l'acide carbonique sur la forme et la struct. d. pl. (Rev. gén. de Bot. 1899, **11**, 445); VESQUE u. VIET, Infl. du milieu s. l. végétaux (Ann. Sc. Nat. Bot. 1881, sér. 6, **12**, 170); vgl. ferner die oben zitierte Literatur über Etiolement (S. 27) und Panaschierung (S. 9).

1) Vgl. auch die Kulturversuche von BRICK, Beiträge zur Biologie und vergleichenden Anatomie der baltischen Strandpflanzen (Schr. Naturforsch. Ges. Danzig 1888, N. F., **7**, H. 1) (*Glaux*).

stattung mit mechanischen Schutzscheiden tritt zurück oder verschwindet ganz; statt zusammenhängender „mechanischer Ringe“ entstehen isolierte Gruppen dickwandiger Elemente, und die Kollenchymstränge in der Rinde fallen spärlich aus oder kommen überhaupt nicht zur Ausbildung. Dieselbe Reduktion der Gewebedifferenzierung wie an den Achsen, läßt sich an den Wurzeln erzielen. In ihnen kann die Zahl der Xylemstrahlen, desgleichen die Ausbildung von Mark in der Mitte der Stele durch ungünstige Ernährungsbedingungen herabgesetzt oder gehemmt werden[1]). Die mechanischen Gewebe der Wurzeln können, wie nicht anders zu erwarten, dieselbe Hypoplasie erfahren, wie die der oberirdischen Pflanzenteile — z. B. bei Wasserkultur[2]). Überall sind dabei dieselben Faktoren maßgebend wie bei Reduktion der Mesophylldifferenzierung usw. —

Thouvenin[3]) sah durch Einwirkung mechanischen Zuges die Gewebe in ihrer Entwicklung gehemmt werden: die mechanischen Gewebe im Stengel von *Zinnia* blieben zurück; Molliard beobachtete ähnliches nach Einwirkung mechanischen Druckes[4]).

Zalenski[5]) hat gezeigt, daß die Länge der Gefäßbündel auf die Flächeneinheit der Blattspreiten berechnet von äußeren Faktoren abhängig ist, derart, daß an Pflanzen von feuchten Standorten, also an schwach transpirierenden Individuen, die Gesamtlänge der Gefäßbündel eine geringere ist als bei stark transpirierenden. Dieselbe Hypoplasie wird sich zweifellos auch bei einem Vergleich der Sonnen- und Schattenblätter unserer Laubbäume usw. nachweisen lassen. Selten ist sie so sinnfällig wie bei den oben (S. 25, Fig. 12) geschilderten panaschierten Blättern von *Acer platanoides* oder manchen Gallen (vgl. Fig. 130).

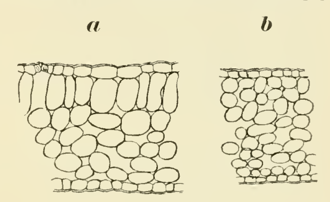


Fig. 143.
Qualitative Hypoplasie; *Cardamine pratensis*, Blattquerschnitt — *a* der Landform, *b* der Wasserform. Nach Schenck.

Nichts anderes als Hemmungsbildungen liegen bei den schwachwüchsigen Exemplaren vor, die Daniel aus dem Samen einer *Alliaria* erzog, die auf Kohlrübe gepfropft war. Aus dem Auftreten mangelhafter Gewebsdifferenzierung wird man nicht, wie Daniel versucht, auf „création des variétés nouvelles au moyen de la greffe“[6]) schließen dürfen.

Weiteres Material für unsere Betrachtungen könnte uns das Studium der Blüten- und Früchteanatomie und die Berücksichtigung der sekundären Gewebe liefern. Auch die Differenzierung der Antheren und

1) Vgl. Flaskämper, Untersuchungen über die Abhängigkeit der Gefäß- und Sklerenchymbildung von äußeren Faktoren nebst einigen Bemerkungen über die angebliche Heterorrhizie bei Dikotylen (Flora 1910, **101**, 181).

2) Costantin und Bondois, a. a. O. (s. o. S. 226).

3) Thouvenin, Des modifications apportées par une traction longitudinale de la tige (C. R. Acad. Sc. Paris 1900, **130**, 663).

4) Molliard, Effets de la compression sur la struct. des racines (Rev. gén. de bot. 1914, **25** bis, 329).

5) Zalenski, Über die Ausbildung der Nervation bei verschiedenen Pflanzen (Ber. d. D. bot. Ges. 1902, **20**, 433).

6) Daniel, Création de variétés nouvelles au moyen de la greffe (C. R. Acad. Sc. Paris 1894, **118**, 992).

Antherenwandungen sowie der Ovula, die Differenzierung der Frucht- und Samenschalen ist der Wirkung derselben hemmenden Faktoren unterworfen, von welchen so oft die Rede war[1]). Besonderes Interesse verdient die Erscheinung, daß in den Antheren kleistogamer Blüten die Bildung der Faserschicht ausbleiben kann[2]). — Über die pathologische Anatomie der Ovula, der Früchte und Samen sind wir bisher erst sehr unvollkommen unterrichtet; Hypoplasie spielt zweifellos auch bei diesen eine große Rolle[3]). In Pflaumen, die von *Exoascus pruni* infiziert worden sind, kommt kein normal festes Endokarp zur Entwicklung.

Bei den Produkten des Kambiums gibt sich die Hemmung in der Gewebedifferenzierung dadurch kund, daß im Xylem der Unterschied zwischen Herbst- und Frühjahrsholz verschwindet oder doch wenigstens stark zurücktritt[4]). —

Auch regressive Veränderungen, welche die Gewebe der Pflanzen normalerweise durchmachen, können gehemmt werden, so daß — ähnlich wie es oben bereits für die Zelle zu schildern war — auch die Lebensdauer der Gewebe auf dem Wege der Hypoplasie verlängert werden kann. Daß die Zerstörung des Marks in etiolierten Sprossen unterbleiben kann, während sie in normal entwickelten schon früh zur Bildung großer Gewebelücken inmitten des Zentralzylinders führt, war oben (S. 28, vgl. Fig. 13) schon auseinanderzusetzen. Die Desorganisation des Marks erfolgt in den von *Endophyllum euphorbiae silvaticae* infizierten Stengeln von *Euphorbia amygdaloides* später als in den normalen[5]).

Bei den Kryptogamen sind die Erscheinungen der Hypoplasie dieselben wie bei den Phanerogamen: je weiter die Differenzierung der Gewebe bei ihnen fortzuschreiten vermag, desto auffälliger können die hypoplastischen Individuen oder Organe von der normalen abweichen.

Die Pteridophyten unterscheiden sich hierin nicht wesentlich von den phanerogamischen Gefäßpflanzen[6]).

---

1) Über Anatomie der Staubblätter und der Samenknospen vgl. GUIGNARD, Sur l. organes reproducteurs des hybrides végétaux (C. R. Acad. Sc. Paris 1886, **103**, 769); AMELUNG, Über Etiolement (Flora 1894, **78**, 204). Über normale Hemmungsbildungen vgl. auch FAMILLER, Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane (Flora 1896, **82**, 133).

2) LECLERC DU SABLON, Rech. s. l. fleurs cleistogames (Rev. gén. de Bot. 1900, **12**, 305); RÖSSLER, Beiträge zur Kleistogamie (Flora 1900, **87**, 479) u. a. Dieselbe Hemmung in der Differenzierung dürfte sich wohl auch durch schwache Belichtung oder Einwirkung feuchter Luft herbeiführen lassen. Vgl. GÖBEL, Über kleistogame Blüten usw. (Biol. Zentralb. 1904, **24**, 673).

3) Über Hemmung in der Entwicklung der Ovula vgl. z. B. MÜLLER-THURGAU, 2. Jahresber. Versuchsstat. Wädensweil u. a. m.; über Hemmung der Frucht- und Samenschalenentwicklung z. B. AMELUNG, a. a. O. 1894. der verkümmerte *Cucurbita*-Samen von Dunkelkulturen erntete.

4) WIELER (Über Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume. Thar. Forstl. Jahrb. 1892, **42**, 72) sah die Bildung der Jahresringe ausbleiben. KNY (Eine Abnormität in der Abgrenzung der Jahresringe. Sitzungsber. Naturf. Fr. Berlin 1890, 138) beobachtete dünnwandiges Herbstholz; weitere Angaben auch in Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 1879 (Über die Verdoppelung der Jahresringe) u. a.

5) MÜLLER, W., Der Entwicklungsgang des *Endophyllum euphorbiae silvaticae* (D C.) WINTER und der Einfluß dieses Pilzes auf die Anatomie seiner Nährpflanzen *Euphorbia amygdaloides* (Zentralbl. f. Bakt. 1908, Abt. II, **20**, 333).

6) Vgl. z. B. MORTON, Die biologischen Verhältnisse der Vegetation einiger Höhlen im Quarnerogebiet (Österr. bot. Zeitschr. 1914, **64**, 277).

Von den Bryophyten interessieren besonders die Marchantiazeen wegen der weitgehenden Gewebedifferenzierung ihres Thallus. In Fig. 144 *a* wird die Zusammensetzung eines normalen Thallus aus einer rhizoidentragenden Haut, einem interstitienfreien farblosen Parenchym, dessen Zellen zum Teil schwach netzförmig verdickte Wände besitzen, einem Assimilationsparenchym und einer oberen, von Atemporen durchbrochenen „Epidermis" veranschaulicht. Diese komplizierte Struktur geht an Exemplaren, die bei schwachem Licht oder im dampfgesättigten Raume kultiviert werden, fast ganz verloren. Die unter der oberseitigen Epidermis liegenden Assimilationsfäden und die dickwandigen Parenchymzellen verschwinden ganz, in allen seinen Teilen besteht der Thallus aus gleichgearteten Zellen, geringe Mengen von Chlorophyll sind in allen Schichten anzutreffen, in den oberflächlichen Lagen etwas reichlicher als in den mittleren (vergl. Fig. 144 *b*[1]).

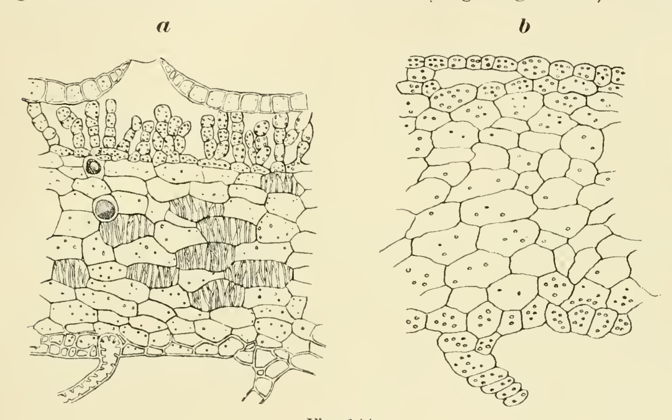


Fig. 144.
Hypoplasie bei Etiolement. *a* Querschnitt durch einen normal entwickelten Thallus von *Lunularia*. Nach NESTLER (Natürl. Pflanzenfam., **1**, 3, 17). *b* Querschnitt durch ein bei Lichtmangel erwachsenes Exemplar. Nach BEAUVERIE.

Aus der Reihe der Bryophyten lassen sich noch verschiedene andere lehrreiche Beispiele anführen. Bei *Bryum argenteum* sterben die Zellen im oberen Teil der Blätter ab, füllen sich mit Luft und geben dadurch den Sprossen den charakteristischen Silberglanz. Wie GÖBEL gezeigt hat[2]), bleibt diese Differenzierung des Blattes aus, wenn das Moos an feuchten Standorten kultiviert wird: die Zellen an der Blattspitze bleiben lebend und grün. Dieselbe Differenzierung, die durch Absterben bestimmter Zellen-

1) STAHL, a. a. O.; RUGE, Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose (Flora 1893, **77**, 294); BEAUVERIE, Etude d. modific. morph. et anat. de thalles de *Marchantia* et de *Lunularia* obtenues expérimentalement (Soc. Linn. Lyon 1898, **44**, 57); DACHNOWSKI, Zur Kenntnis der Entwicklungsphysiologie von *Marchantia polymorpha* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, **44**, 254).

1) GÖBEL, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen (Flora 1887, **82**, 1); ferner Organographie 1. Aufl. 1901, 368. Vgl. auch GÉNEAU DE LAMARLIÈRE et MAHEU, J., Sur la flore des mousses des cavernes (C. R. Acad. Sc. Paris 1901, **132**, 921).

gruppen zustande kommt, findet sich auch bei anderen Moosarten und läßt sich auch bei ihnen (vgl. GÖBEL) unterdrücken. *Leucobryum glaucum* behält seine Struktur bei, auch wenn es unter Wasser kultiviert wird. — Einen Mangel an Differenzierung beobachtete ferner OEHLMANN[1]) an den „Rudimentärblättern" von *Sphagnum*, die er durch Kultur des Mooses in schlechten Nährmedien und bei schwacher Belichtung erhielt. Während die normalen Blätter aus schmalen, grünen und großen, farblosen Zellen sich zusammensetzen, sind in den Rudimentärblättern die Zellen beiderlei Art ungefähr gleich groß und auch wesentlich anders angeordnet als im normalen Blatt. — Auch an den reich differenzierten Geweben vieler Algen und Pilze treten ganz ähnliche Hemmungserscheinungen auf; günstige Objekte geben die Meeresalgen ab[2]), besonders die in künstlichen Kulturen erwachsenen Exemplare, andererseits die Hutpilze: in Bergwerken und anderen lichtlosen, feuchten Lokalitäten sind schon wiederholt „verkrüppelte" Schwämme gesammelt worden, die auch in ihrer Gewebedifferenzierung hinter den normalen Exemplaren zurückgeblieben waren[3]).

Schließlich müssen noch die an Kodiazeen (Siphoneen) leicht erzeugbaren Hypoplasien hier erwähnt werden; wenn es sich auch bei ihnen um einzellige Gewächse handelt, so erfahren doch bei ihnen die verschiedenen Teile der großen, reich verzweigten Zellen ähnliche Differenzierung wie bei den vielzelligen Gewächsen die verschiedenen Zellenschichten ihrer Gewebe.

Bei normalen Exemplaren von *Udotea Desfontainii* setzt sich der spreitenförmige Teil des Thallus aus parallel gelagerten, längs verlaufenden Schläuchen zusammen, aus welchen zahlreiche, mannigfaltig gestaltete Seitenäste von begrenzter Wachstumsdauer entspringen. Die letzteren sind selbst wiederum reichlich verzweigt und vielfach gelappt und verzahnen sich mit ihren kurzen Verästelungen ineinander. Bei mehrmonatlicher Kultur im Aquarium ändert sich das Bild vollkommen. Die erstgenannten parallel gelagerten Schläuche zeigen eine unvermindert ergiebige, oft sogar gesteigerte Wachstumstätigkeit, verzweigen sich reichlich, legen aber keine „Kurztriebe" mehr an. Die feste Verbindung zwischen den einzelnen Schläuchen fehlt somit, der Thallus verliert total seine charakteristische Form, die isolierten Schläuche überspinnen ihre Nachbarschaft mit einem losen, grünen Netz: der formale und funktionelle Unterschied zwischen den einzelnen Teilen der Zelle ist gänzlich verschwunden. — Ähnlich verhält sich *Codium tomentosum*, dessen normaler Thallus in seiner äußeren Schicht aus keulig angeschwollenen, senkrecht zur Oberfläche orientierten „Pallissadenschläuchen" sich zusammensetzt. An ihrer Spitze entspringen, scharf von diesen abgesetzt, die schlanken unverzweigten „Trichomschläuche". Alle diese Unterschiede gehen bei längerer Kultur verloren, die Trichomschläuche werden, wenn überhaupt noch als solche kenntlich, den anderen ähnlich, verzweigen sich reichlich, usf. — Schließlich sei noch der an *Struvea* beobachteten Hemmungserscheinungen gedacht, die zwar wesentlich Neues nicht bringen, aber ihres biologischen Interesses wegen Erwähnung finden mögen.

---

1) OEHLMANN, Vegetative Fortpflanzung der Sphagnazeen (Dissertation, Freiburg i. Schw. 1898).

2) Vgl. z. B. PETERSEN, Note s. l. crampons chez le *Laminaria saccharina* (Bot. Not., **21**, 319).

3) Vgl. z. B. v. BAMBEKE, Sur un exemplaire monstrueux de *Polyporus sulfureus* (Bull. soc. mycol. France 1902, **18**, 34).

Nach WEBER VAN BOSSE[1]) lebt *Str. delicatula* zuweilen in Symbiose mit einem Schwamm (*Halichondria*), entwickelt aber alsdann statt des charakteristischen, reich verzweigten Sprosses nur *Vaucheria*-ähnliche Fäden — so wie die *Udotea*- und *Codium*-Exemplare unserer Kulturen.

Hemmung der Zellenteilung bei fortgesetztem Wachstum.

NÄGELI[2]) fand in einem Faden von *Spirogyra orthospira var. spiralis* eine Zelle mit zwei Kernen: sie war doppelt so lang als die normalen. v. WISSELINGH[3]), der halb verdorbene Kulturen von *Sp. triformis* wieder zu üppiger Entwicklung brachte, hat in allen Fäden der neuen Kulturen mehrkernige Zellen beobachtet (vgl. Fig. 145 oben): die Querwandbildung war entweder unterblieben, oder es waren nur unvollkommene ringförmige oder einseitig ausgebildete Wände entstanden (Fig. 145 unten). Die Zellen enthielten 2, 3, 4 und mehr (bis 8) Kerne. Bei den vierkernigen maß

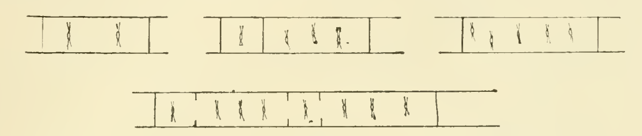


Fig. 145.
Zellenwachstum und Kernteilung ohne Zellenteilung. Schema mehrkerniger *Spirogyra*-Zellen; unten eine achtkernige Zelle mit unvollkommener Querwandbildung. Nach v. WISSELINGH.

v. WISSELINGH im Durchschnitt eine Länge von 397,5 μ, bei den größten unter ihnen 450 und 455 μ. „Doch ist diese Länge verhältnismäßig gering; sie ist weniger als das Dreifache der mittleren Länge der einkernigen Zellen." — Welche Bedingungen im einzelnen bei v. WISSELINGHS Versuchen für das Zustandekommen der abnorm großen Zellen maßgebend waren, läßt sich nicht angeben.

Ähnliche Resultate wie v. WISSELINGH erzielte GERASSIMOFF bei Anwendung niederer Temperaturen und durch Behandlung mit Giften (Chloralhydrat, Äther, Chloroform). Die Abweichungen vom Normalen bestanden zuweilen darin, daß die neue Querwand unvollständig blieb und die Zelle in zwei miteinander kommunizierende Kammern zerlegte[4]).

Die Entstehung und das Verhalten der vielkernigen *Spirogyra*-Zellen stimmen in wesentlichen Punkten mit dem Schicksal der „Langstäbchen" überein, die HANSEN für *Bacterium Pasteurianum* beschrieben hat[5]). Auf Doppelbier erscheint bei einer Temperatur von 5 bis etwa 34° C das

1) WEBER V. BOSSE, Etudes s. des algues de l'archipel malaisien I (Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 1890, **8**, 79).

2) NÄGELI, Pflanzenphysiologische Untersuchungen 1855, H. I, 43.

3) v. WISSELINGH, Über mehrkernige *Spirogyra*-Zellen (Flora 1900, **87**, 378). Über den Nachweis des Gerbstoffes in den Pflanzen und seine physiologische Bedeutung (Beih. z. bot. Zentralbl. 1915, Abt. II, **32**, 155).

4) GERASSIMOFF, Über die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten (Bull. Soc. Imp. Natur., Moscou 1892, 140). Über ein Verfahren, kernlose Zellen zu erhalten (Zur Physiologie der Zelle). (Ibid. 1896).

5) HANSEN, Rech. s. l. bactéries acétifiantes (Travaux du Labor. de Carlsberg 1894, **3**).

Bakterium in seiner „normalen“ Zellenform: es entwickeln sich kettenweise vereinigte, 2 μ lange, 1 μ breite Stäbchen („Kurzstäbchen“). Wird die Kultur der Kurzstäbchen auf frischem Nährsubstrat bei 40° C fortgesetzt, so wachsen die einzelnen Zellen zu langen Stäbchen aus. Mit anderen Worten: das Wachstum wird fortgesetzt, aber die unter normalen Verhältnissen eintretenden Teilungen unterbleiben, und es entstehen „Langstäbchen“, die bis 40 μ lang werden können (vgl. Fig. 146). Bringt man die Langstäbchenkultur in eine Temperatur von 34° C zurück, so wird die vorher „gehemmte“ Segmentierung nachgeholt: die langen Zellen zerfallen in eine

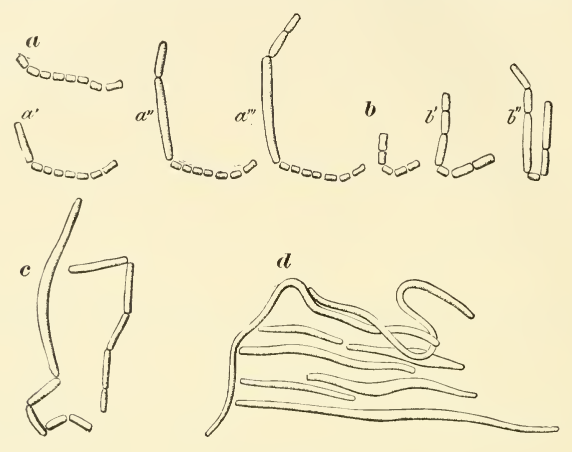


Fig. 146.
Zellenwachstum ohne Zellenteilung; Entwicklung von *Bacterium Pasteurianum*, Umbildung von Kurzstäbchen zu Langfäden, bei Kultur auf Doppelbier-Agar 40,5° C. *a* Kette von 8 Kurzstäbchen nach 6, 10 und 20 Stunden (*a'*, *a''* und *a'''*), *b* Kette von 5 Kurzstäbchen nach 5 und 9 Stunden (*b'* und *b''*), *c* und *d* nach 10 bzw. 21 Stunden. Nach Hansen (aus Lafar, Techn. Mykologie).

große Anzahl von Kurzstäbchen; es entsteht wiederum die „normale“ Zellenform, von der wir ausgingen.

Je komplizierter die der normalen Teilung vorausgehenden Wachstumsvorgänge sind, desto auffälliger weichen die durch die erwähnten Hemmungen bedingten abnormen Zellenformen von den normalen ab (*Closterium* u. a.)[1]). —

Die äußeren Faktoren, deren Einwirkung abnorm große Scheitelzellen zustande kommen läßt, können verschiedene sein. Kny[2]) beobachtete, daß unter der Einwirkung von Parasiten (*Chytridium sphacellarum*) die Scheitelzellen der Nebenäste von *Cladostephus spongiosus* ihre Teilungen einstellen, ihr Wachstum aber fortsetzen und dabei in ihrem oberen Teil

1) Andreesen, Beiträge zur Kenntnis der Physiologie der Desmidiazeen (Flora 1909, **99**, 373, 399 ff.).

2) Kny, Entwicklung einer Chytridiee aus der Untergattung *Olpidium* (Sitzungsbericht Naturf. Fr. Berlin 1871, 93).

keulenförmig anschwellen. — Am Inhalt der Zellen sind irgendwelche Veränderungen nicht erkennbar. Ähnliche Wachstumserscheinungen kommen an *Sphacelaria tribuloides* vor[1]).

Ein weiteres Beispiel liefert *Padina pavonia.* Umgedrehte Exemplare der dorsiventralen Alge, die auf ihrer morphologischen Unterseite beleuchtet werden, rollen ihre Randspirale auf und die Zellen der Scheitelkante schwellen zu blasigen Formen an[2]).

In diesen und ähnlichen Fällen sehen wir Zellen entstehen, die manchen der weiter unten beschriebenen „Wachstumsanomalien" und „Hypertrophien" außerordentlich ähnlich werden können; wenn wir die hier genannten bereits als Hypoplasien vorweg nahmen, so geschah es, weil bei ihnen es sich um Zellen handelt, die auch bei ungestörtem Fortgang ihrer Entwicklung noch gewachsen wären, und der Ausfall bestimmter Erscheinungen wie Zellen- und Kernteilung es ist, welcher das Zustandekommen der abnormen Formen in erster Linie bestimmt.

Blazek[3]), der den „Einfluß von Benzoldämpfen auf die pflanzliche Zellteilung" an Wurzelspitzen von *Pisum sativum* studierte, stellte fest, daß unter den abnormen Bedingungen die Kerne sich wiederholt teilen, die Scheidewände aber vielfach nicht gebildet werden, so daß vielkernige Zellen zustande kommen.

Andere Fälle sind insofern komplizierter, als mit der Hemmung der Zellenteilung das fortgesetzte Wachstum der Zellen und die Teilung ihrer Kerne mehr oder weniger deutliche Störungen erfahren.

Bleiben schließlich auch die Kernteilungen aus, und ist es nur das Zellenwachstum, das ungehemmt seinen Fortgang zu nehmen vermag, so resultieren abnorm große, einkernige, oft abnorm gestaltete Zellen.

* * *

Für alle Gruppen hypoplastischer Anomalien gilt, daß sie von entsprechenden Erscheinungen, die wir bei typischem Ablauf der Ontogenese, d. h. an normalen Pflanzen und Pflanzenteilen wahrnehmen, nicht scharf zu trennen sind. „Hypoplasie" tritt an normalen Individuen unter dem Einfluß äußerer Bedingungen ein, wie z. B. bei der unterschiedlichen Ausbildung von Wasser- und Luftblättern vieler Hydrophyten, deren Strukturen sich voneinander in demselben Sinne und demselben Grad unterscheiden können wie die oben beschriebenen abnormen Blattstrukturen von den normalen. Die schwimmende *Riccia natans* weist Differenzierungen auf, die der submersen *R. fluitans* fehlen (Ventralschuppen, Rhizoiden). Daß in den Geweben vieler Hydrophyten der Prozeß der Verholzung sehr zurücktritt, ist bekannt; ähnliches lehrt der Vergleich verschiedener *Dumortiera*-Arten[4]). Geringe Ausbildung der Leitbündel ist für parasitisch lebende Phanerogamen bekannt u. a. m.

Als Hypoplasien — gemessen an kräftiger entwickelten und reichhaltiger differenzierten Teilen des nämlichen Individuums — erscheinen

1) Die Blasenzellen von *Antithamnion* sind nicht parasitären Ursprungs, sondern normale Gebilde; vgl. Nestler, Die Blasenzellen von *Antithamnion plumula* usf. (Wissenschaftl. Meeresunters. 1898, N. F., **3**).

2) Bitter, Anatomie und Physiologie von *Padina pavonia* (Ber. d. D. bot. Ges. 1899, **17**, 255).

3) Blazek, Abhandl. böhm. Akad. 1902, **11**, Nr. 17 (Referat von Němec im Bot. Zentralbl. 1902, **90**, 548; vgl. Němec,

4) Göbel, Pflanzenbiologische Schilderungen 1891, **2**, 223.

uns die durch den Einfluß innerer Faktoren bedingten Strukturen, z. B. die unvollkommene Mesophylldifferenzierung vieler Niederblätter und Hochblätter im Vergleich zu der der Laubblätter, die unvollkommene Differenzierung der Keim- und Primärblätter[1]), die abweichende Struktur der aus Wurzelknospen entsprossenen Triebe[2]), die Unterschiede zwischen den Blättern der Kurz- und Langtriebe[3]); ferner ist an das von der Insertionshöhe der Laubblätter abhängige Maß der Entwicklung zu erinnern[4]), an den Strukturunterschied zwischen Blattspitze und Blattgrund[5]). An den Sprossen der Rhipsalideen entstehen, wie VÖCHTING beschreibt, verkümmerte Epidermisstreifen, die durch die unvollkommene Entwicklung der Stomata und durch andere Merkmale sich als „Hemmungsbildungen" zu erkennen geben[6]). Ganz ähnliche liegen in den „Interkostalstreifen" vor, die SENN an der Wasserform einer neukaledonischen *Marsilia* fand, und deren Epidermiszellen auf embryonaler Entwicklungsstufe stehen bleiben[7]). Viele Beispiele ließen sich für „normale" Hemmungen in der Ausdifferenzierung des Spaltöffnungsapparates erbringen[8]).

Auf eine weitere Klasse von Hemmungsbildungen wird man beim Vergleich nahe verwandter Arten aufmerksam: die unvollkommen differenzierten Karyopsenschalen bespelzter Gramineenfrüchte (*Hordeum* u. a.) erscheinen hypoplastisch gegenüber den weitgehend differenzierten Schalen der unbespelzten Körner (*Triticum* u. a.).

2. Umdifferenzierung oder Metaplasie.

Namentlich bei den Erörterungen über Geweberestitution hat sich klar erweisen lassen, daß der histologische Charakter, den ein lebendes Dauergewebe aufweist, keineswegs sein definitiver zu sein braucht, daß vielmehr die verschiedenartigsten Wandlungen eintreten können, die aus Markgewebe Kallus und Kambium, Xylem und Phloem, aus Rinde Xylem, aus Grundgewebe Epidermis usw. usw. hervorgehen lassen.

---

1) GÖBEL, Pflanzenbiologische Schilderungen 1891, **2**, 246 (*Nymphaea ampla*); SCHRAMM, Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen (Flora 1912, **104**, 225); NORDHAUSEN, Über Sonnen- und Schattenblätter, II. Mitteilung (Ber. d. D. bot. Ges. 1912, **30**, 483); SIEDENTOPP, Zur Anatomie der Erstlingsblätter einiger Arten von *Sarracenia* (Dissertation, Kiel 1913); DOSE s. u.

2) DUBARD, Recherches sur les plantes à bourgeons radicaux (Ann. Sc. Nat. Bot. 1903, sér. 8, **17**, 109).

3) FAHRENHOLTZ, s. o. S. 214.

4) Vgl. z. B. YAPP, *Spiraea ulmaria* L. and its bearing on the problem of xeromorphy in marsh plants (Ann. of bot. 1912, **26**, 815).

5) PAULMANN, R., Über die Anatomie der Laubblätter (Flora 1914, **107**, 227; dort weitere Literaturangaben); DOSE, Beiträge zur Anatomie der Kotyledonen und Primärblätter (Dissertation, Göttingen 1914).

6) VÖCHTING, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen (Jahrb. f. wiss Bot. 1873/74, **9**, 370); Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers, Tübingen 1908, 8.

7) SENN, Schwimmblase und Interkostalstreifen einer neukaledonischen Wasserform von *Marsilia* (Ber. d. D. bot. Ges. 1909, **27**, 111).

8) Vgl. z. B. HABERLANDT, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose (Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, **17**, 359, 472): die Entwicklung der Stomata (Sporogon) kann auf den verschiedensten Stufen stehen bleiben; bei manchen Arten kommen überhaupt keine völlig ausgebildeten Spaltöffnungen, sondern nur noch hypoplastische vor.

Als Umdifferenzierung im engeren Sinne des Wortes oder als Metaplasie sollen diejenigen Änderungen des Gewebecharakters bezeichnet werden, bei welchen weder Zellenwachstum noch Zellenteilung im Spiele ist. —

Der Terminus Metaplasie entstammt dem Wortschatz der Mediziner; VIRCHOW bezeichnete als Merkmal dieses Vorganges Persistenz der Zellen bei Veränderung des Gewebecharakters[1]).

Metaplasie spielt in der pathologischen Histologie der Pflanzen eine viel bescheidenere Rolle als am Tier- und Menschenkörper. In diesem sehen wir sie bei Anlässen verschiedener Art zur Grundlage vieler wichtiger, pathologischer Prozesse werden; freilich ist ein solcher Übergang nur zwischen nahe verwandten Gewebeformen, namentlich unter den verschiedenen Bindesubstanzgeweben, möglich. Gleichwohl kann bei der Metaplasie der ursprüngliche Charakter der umgewandelten Zellen völlig unkenntlich werden — beispielsweise wenn retikuläres Bindegewebe in Fettgewebe sich umwandelt.

Bei den Pflanzen ist die Zahl der beobachteten Umwandlungen sehr viel geringer als bei den tierischen Geweben, und überdies bleibt in allen Fällen der ursprüngliche Charakter der metaplastisch veränderten Zellen ohne weiteres kenntlich. Die Gründe sind unschwer zu erkennen: während bei der Metaplasie tierischer Gewebe die Form der Zellen sich der verschiedensten Änderungen fähig zeigt, bleibt sie bei den Pflanzenzellen stets durch den festen Zellulosemantel der einzelnen Elemente fixiert: Formänderung wird ihnen erst durch Wachstum ermöglicht und kommt somit bei Änderungen rein metaplastischen Charakters nicht in Betracht.

Alle Zellenveränderungen, welche als metaplastische bezeichnet zu werden verdienen, kommen entweder durch Veränderungen des lebenden Plasmas, der toten Zelleinschlüsse oder der Membran zustande.

a) Veränderungen des Zellinhaltes.

Veränderungen des Zellinhalts kommen hier nur insofern für uns in Betracht, als es sich um mikroskopisch leicht wahrnehmbare, den histologischen Charakter der Gewebe bestimmende Anteile handelt.

Zu den häufigsten und auffälligsten metaplastischen Veränderungen dieser Art gehört die Bildung von Chlorophyll in Zellen, die normalerweise chlorophyllfrei bleiben. Die Einwirkung desLichtes, die bei den meisten Pflanzen bekanntlich für die Bildung des Chlorophylls unerläßlich ist, ruft vielfach metaplastisches Ergrünen hervor an Organen, welche unter normalen Verhältnissen dem Licht entzogen bleiben: Knollen, Zwiebeln, Rhizome und Wurzeln vieler Pflanzen, sowie die Kotyledonen mancher hypogäisch keimender Gewächse, ergrünen am Licht; nach der herrschenden Auffassung von der Entstehung der Chloroplasten müssen wir annehmen, daß die in den Zellen der unterirdischen Organe vorhandenen, farblosen Chromatophoren (Leukoplasten) unter dem Einfluß des Lichtes zu grünen Farbstoffträgern sich umwandeln. Beachtenswert ist dabei, daß allen unterirdischen Organen bei ihrem metaplastischen Ergrünen nur ein bescheidener Grad der Grünfärbung erreichbar ist. Ihre Farbton bleibt von dem typischer Assimilationsorgane meist weit entfernt und gleicht eher dem blassen Grün

1) Vgl. VIRCHOW, Über Metaplasie (Arch. f. path. Anat. 1884, **97**, 410); NUSBAUM, J., Die entwicklungsmechanischen metaplastischen Potenzen der tierischen Organe 1912 (wir sprechen im vorliegenden Kapitel nur von NUSBAUMs metazytischer Metaplasie).

vieler Nieder- und Nebenblätter oder der Koleoptilen mancher Gräser. Relativ stark ergrünen die isolierten, am Licht belassenen Kotyledonen von *Vicia* u. a. Bonnier[1]) sah das Gewebe seiner Versuchspflanzen, die ununterbrochen der Beleuchtung durch Bogenlampen ausgesetzt waren, bis ins Mark hinein ergrünen; die Zellen der Markstrahlen und des Markes, die normalerweise farblos sind, führten Chlorophyll. Besonders energisches Ergrünen gibt Lopriore[2]) für belichtete Wurzeln der in Lösungen kultivierten Pflanzen an (*Vicia faba*); namentlich im Zentralzylinder war die Chlorophyllbildung sehr kräftig. Zu beachten ist, daß keineswegs alle farblosen Zellen und Organe sämtlicher zur Chlorophyllbildung befähigten Pflanzen unter der Einwirkung des Lichtes ergrünen; während Wurzeln von *Cucurbita*, *Menyanthes*, *Zea* und vielen anderen am Lichte blaßgrün werden, bleiben die Wurzeln anderer Pflanzen dauernd farblos; Organe, die chlorophyllführenden Pflanzen angehören, aber allein durch Belichtung, so viel wir wissen, nicht zum Ergrünen gebracht werden können, sind die Pollenschläuche[3]). Bei diesen und ähnlichen Fällen muß vorläufig noch dahingestellt bleiben, ob nur die „richtige" Kombination von Bedingungen, welche jenen Organen das Ergrünen am Lichte möglich machen, noch nicht gefunden ist, oder ob ihnen die Voraussetzung zur Chlorophyllbildung — der Besitz von entwicklungsfähigen Leukoplasten — abgeht.

Zweifellos können auch andere Einwirkungen als die des Lichtes metaplastisches Ergrünen herbeiführen bzw. die Hemmungen beseitigen, welche normalerweise der Chlorophyllbildung oder dem Grün bleiben belichteter Organe im Wege stehen; dafür spricht die Chlorophyllbildung in den hypertrophierten Epidermiszellen der Erineumgallen (s. o. S. 180) sowie das „Vergrünen" von Blumenkronen, Staubblättern und Samenknospen unter der Einwirkung von Parasiten, deren Behandlung zu den Aufgaben der pathologischen Morphologie gehört[4]).

Nach den Untersuchungen von Rumm u. a. veranlaßt die Behandlung mit Bordeaux-Brühe tiefgrüne Färbung der Versuchspflanzen, Pethybridge gibt dasselbe für seine Weizenpflanzen an, die in chlornatriumhaltiger Lösung kultiviert worden waren[5]). Die Frage, inwieweit durch die Einwirkung chemischer, insbesondere giftiger Stoffe die Chlorophyllkörner zum Wachstum, zur Vermehrung oder zu besonders reichlicher Pigmentproduktion angeregt werden können, bedarf noch näherer Prüfung.

Pollenschläuche bleiben, wie wir bereits hörten, im allgemeinen farblos,

---

1) Bonnier, Infl. de la lumière électrique continue s. la forme et la structure d. pl. (Rev. gén. Bot. 1895, **7**, 241).

2) Lopriore, Über Chlorophyllbildung bei partiärem Lichtabschluß (Ber. d. D. bot. Ges. 1904, **22**, 385).

3) Die alten Angaben von Reissek (Vorläufige Anzeige Bot. Zeitg. 1844, **2**, 505) beruhen auf Verwechslung der Pollenschläuche mit fadenförmigen Algen.

4) Küster, Gallen der Pflanzen 1911.

5) Vgl. z. B. Rumm, Über die Wirkung der Kupferpräparate bei Bekämpfung der sogenannten Blattfallkrankheit der Weinrebe (Ber. d. D. bot. Ges. 1893, **11**, 79); Pethybridge, Beiträge zur Kenntnis der Einwirkung der anorganischen Salze auf die Entwicklung und den Bau der Pflanzen (Dissertation, Göttingen 1899). Die Angaben von C. Kraus (Über künstliche Chlorophyllerzeugung in lebenden Pflanzen bei Lichtausschluß. Landwirtsch. Versuchsstat. 1877, **20**, 415), nach welchen etiolierte Pflanzen durch Methylalkohol oder durch mechanische Hemmung ihres Längenwachstums zur Chlorophyllbildung angeregt werden können, bedürfen der Nachprüfung.

auch wenn sie in Kulturen tagelang dem Licht ausgesetzt werden. Lidforss[1]) beobachtete ergrünte Pollenschläuche in künstlichen Kulturen, hat aber leider über seinen Befund keine näheren Mitteilungen gemacht.

„Vergrünung" eines *Oedogonium*-Spermatozoon beobachtete Klebs[2]); die Bedingungen des Ergrünens und Vegetativwerdens wurden nicht ermittelt. —

Anhäufung von Stärke und Eiweiß, durch welche der histologische Charakter der Zellen verändert werden kann, treten unter Einflüssen verschiedenster Art ein; besondere Fülle an eiweißreichem Protoplasma ist nach Infektion durch Parasiten und nach Verwundung oft zu beobachten[3]).

Abnormer Stärkereichtum (Stärkeschoppung) wird dann bemerkbar, wenn Abbau und Weiterleitung des bei der Photosynthese entstandenen Stärkematerials unterbleiben oder doch gehemmt werden — oder wenn abnorm reichliche Ströme von löslichen Kohlehydraten nach irgendwelchen Zellen oder Zellengruppen zusammenfließen und in ihnen zu Stärke verwandelt werden.

Nobbe sah Stärkehäufung wiederholt an seinen Versuchspflanzen (*Polygonum fagopyrum*) bei ungeeigneter Ernährung eintreten. An Pflanzen, die ungenügend mit Chlor versorgt wurden, sah er in den Parenchymzellen der Blätter eine „erstickende Überfülle von Stärkemehl" sich anhäufen[4]). Dieselben Krankheitserscheinungen brachte die Ernährung mit unvorteilhaften Kaliumverbindungen (salpeters., schwefels., phosphors. K.) mit sich: in Blättern und Internodien machte sich — wenigstens vorübergehend — eine abnorme Steigerung des Stärkegehalts geltend[5]). Ähnliches beobachtete derselbe Autor an Buchweizenpflanzen, die ihrer Blüten beraubt worden waren[6]). Schimper[7]) erhielt dieselbe Stärkeanhäufung in Blättern von *Tradescantia Selloi*, die in kalkfreien Nährlösungen kultiviert wurde. Laubert fand Stärkeschoppung bei blattrollkranker *Syringa*[8]), Sorauer bei den Nadeln der Fichten, deren Wachstum stockte[9]). Ähnliche Beobachtungen machte Neger[10]) — u. s. f.

Schließlich mag noch der Anthozyanbildung als einer Möglichkeit zu metaplastischer Zellenveränderung gedacht sein. Daß nach Verwundung, nach Parasitenbesiedelung, unter dem Einfluß der Belichtung oder gesteigerter Nährstoffzufuhr und anderer Agentien sich Zellen rot färben, ohne Wachstum oder Teilungen zu erfahren, läßt sich an Objekten der ver-

---

1) Lidforss, Untersuchungen über die Reizbewegungen der Pollenschläuche (Zeitschr. f. Bot. 1909, **1**, 443, 458 Anm.).

2) Klebs, Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen 1896, 299.

3) Vgl. z. B. Kovchoff, L'infl. des blessures sur la formation des matières protéiques non digestibles d. l. pl. (Rev. gén. de bot. 1902, **14**, 449).

4) Nobbe, Über die physiologische Funktion des Chlors in den Pflanzen (Landwirtsch. Versuchsstat. 1865, **7**, 371).

5) Nobbe, Schröder und Erdmann, Über die organische Leistung des Kaliums in den Pflanzen (Landwirtsch. Versuchsstat., 1871, **13**, 321, 386 ff.).

6) Nobbe, a. a O. 1865, 371, 380, 385 und 1871, **13**, 390.

7) Schimper, Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze (Flora 1889, **73**, 207).

8) Laubert, Über die Blattrollkrankheit der Syringen und die dabei auftretende abnorme Stärkeanhäufung in den Blättern der kranken Pflanze (Gartenflora 1914, **63**, 9).

9) Sorauer in Zeitschr. f. Pflanzen-Krankh. 1914, **24**, 379.

10) Neger, Abnorme Stärkeanhäufung in vergilbten Fichtennadeln (Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtsch. 1910, **8**).

schiedensten Art beobachten. Ebenso wie die normale Anthozyanbildung sich sehr oft auf bestimmte Gewebelagen eines Organs beschränkt, kann auch bei abnormer Pigmentbildung das Verhalten verschiedener Zellenschichten ein ganz verschiedenes sein (verwundete Blätter von *Nepenthes*-sp. u. a.). — In dem der Entwicklungsmechanik gewidmeten Abschnitt wird auf diese Erscheinungen noch zurückzukommen sein.

b) Veränderungen der Zellmembran.

Wie aus der oben gegebenen Definition hervorgeht, kann Metaplasie der Zellen durch Veränderungen der Zellenwand nur insofern vermittelt werden, als die Membran durch abnormes Dickenwachstum, durch Dickenabnahme oder durch Änderung ihres chemischen Charakters die Qualitäten der Zelle beeinflußt.

Nicht jede abnorme Membranproduktion freilich, die in den unvergrößerten und ungeteilt bleibenden Zellen erfolgt, wird als eine metaplastische d. h. als die Umbildung irgendwelcher, die ganze Zelle berührenden Qualitäten aufzufassen sein. In vielen Fällen vielmehr hat die abnorme Zellulosebildung den Charakter eines degenerativen Prozesses. Eine scharfe Scheidung der degenerativen Membranbildungsprozesse von metaplastischen Umdifferenzierungen wird natürlich nicht immer leicht zu finden sein. Bei der Beurteilung des Dickenwachstums der Membran wird man zwei Arten der Verdickung auseinander zu halten haben: entweder das Plasma bildet charakteristische Wandverdickungen aus mit gesetzmäßig geformten und verteilten Tüpfeln, oder es erfolgt eine unregelmäßige Ablagerung von Zellulose, die bald hier, bald dort, bald reichlich, bald spärlich sich auf der normalen Zellhaut niederschlägt und bald massive Klumpen, bald zierliche Zapfen oder dgl. zustande kommen läßt. Auf Vorgänge der zweiten Art wird bei Behandlung der degenerativen Zell- und Gewebeveränderungen zurückzukommen sein.

Gesetzmäßige Wandverdickung und Tüpfelbildung beobachtete v. Bretfeld bei verschiedenen Orchideen[1]), deren Blätter nach Verwundung durch Bildung von „netzfaserartigen" Zellen vernarben. An Blättern von *Cymbidium aloifolium*, *Laelia anceps*, *Epidendron ciliare*, *Octomeria graminifolia* u. a. fiel ihm unterhalb der zerstörten Zellen eine aus einer oder mehreren Zellenlagen bestehende Schicht auf, die sich von dem gewöhnlichen Mesophyll durch eine mäßige Verdickung der Zellenwände unterschied: die Membranen werden verdickt und weisen verschieden große, zart umschriebene Poren auf, die in ihrer Gesamtheit das Aussehen von Netzfaserwänden geben: dieselben Zellen treten im Orchideenblatt in der Nachbarschaft des Leitbündels auf. Während der Verdickung der Zellenwände schwinden der plasmatische Inhalt der Zellen, das Chlorophyll, die Stärkekörner; der Kern zerfällt. —

Metaplastische Umwandlung dünnwandiger Zellen zu trachealen Elementen tritt auch anderweitig auf. Der Bildung der Tracheïden und Tracheïdengruppen im Kallusgewebe wäre hier zu gedenken. Daß nicht nur die im Verbande eines solchen wenig differenzierten Gewebes liegenden Elemente, sondern auch Zellen des Marks oder des Mesophylls zu Tracheïden sich „umdifferenzieren" können, geht aus den Versuchen

1) Bretfeld, Über Vernarbung und Blattfall (Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, **12**, 133 u. 144).

Simons und Freundlichs hervor (s. o. S. 144 und Fig. 84); wir haben bei Behandlung der direkten Regeneration der Leitbündel von solchen Prozessen zu sprechen gehabt.

Metaplastische Produktion von Steinzellen oder sklereïdenähnlichen Elementen scheint seltener zu sein. Als Beispiel sei die Entstehung mehr oder minder dickwandiger Zellen im zartwandigen Grundgewebe von Gallen genannt, die von Inquilinen besiedelt worden sind: in der Nähe des fremden Organismus und des zu ihm führenden Stichkanals bilden sich (Beobachtungen an den Gallen der *Dryophanta folii*) zuweilen ansehnliche Lagen von Steinzellen, indem die Zellen der Wirtsgalle zum Teil ohne Wachstums- oder Teilungsveränderungen ihre Wände nach Steinzellenart verdicken. Auch bei „Mischgallen"[1]) anderer Art treten analoge Veränderungen auf. Vielleicht gehört hierher auch der Prozeß sekundärer Steinzellenbildung, der nach Weidel die letzten Entwicklungsstadien mancher Zynipidengallen kennzeichnet[2]).

Auch bei denjenigen Zellenveränderungen, welche durch Auflösung der inneren Membranschichten oder durch Änderungen in den chemischen Qualitäten irgendwelcher Lamellen der Zellwände zustande kommen, wird es nicht immer leicht sein zu entscheiden, ob man richtiger von Umdifferenzierungen oder degenerativen Prozessen sprechen soll.

Ich beschränke mich hier darauf, an die Prozesse der Metakutisierung zu erinnern, von welchen bei Behandlung der Wundgewebe die Rede war (s. o.). Imprägnierung der Membranen mit Wundgummi macht sie, wie wir hörten, verholzten Membranen ähnlich. Dieselben Änderungen in der mikrochemischen Reaktion werden auch nach Infektion durch Parasiten beobachtet (s. o.). —

Sauvageau gibt an, daß bei Wasserpflanzen (*Potamogeton* u. a.) nach Füllung der Interzellularräume mit Wasser die den Luftgang auskleidenden Zellen verkorken[3]).

Auf die mannigfaltigen Änderungen im Aussehen der Membran absterbender und toter Zellen kommen wir später kurz zurück.

3. Wachstumsanomalien.

Abnorm kann die Wachstumstätigkeit einer Pflanzenzelle in mehr als einer Hinsicht sein. Der erste der nachfolgenden Abschnitte wird zu untersuchen haben, wie eine abnorme Lokalisation des Wachstums sich äußern kann, eine solche wird weniger die Größe als die Form einer Zelle bestimmen. Alle Wachstumsanomalien, die durch eine abnorme Lokalisation des Wachstums zustande kommen, können als qualitative bezeichnet werden.

---

1) Küster, Gallen der Pflanzen 1911, S. 317.

2) Weidel, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Zynipidengallen der Eiche (Flora 1911, **102**, 279).

3) Sauvageau, S. les feuilles de quelques monocotyl. aquatiques (Thèse, Paris 1891, 181). — Der Aufenthalt im Wasser ist der Verholzung im allgemeinen nicht günstig; andererseits wird angegeben, daß sich im Wasser lebende Wurzeln (*Acer platanoides* u. a.) von normal sich entwickelnden durch Verholzung des zentralen markähnlichen Gewebes und der Markstrahlen unterscheiden (Bondois, Contrib. à l'étude de l'infl. du milieu aquatique sur les racines des arbres, Ann. Sc. Nat., Bot., sér. 9, 1913, **18**, 1).

Quantitative Wachstumsanomalien sind diejenigen, bei welchen das Volumen der Zellen über das normale hinaus sich vergrößert; von ihnen wird im zweiten Abschnitt zu sprechen sein.

Die Erörterungen über das gleitende und infiltrierende Wachstum schließlich sollen die Beziehungen wachsender Zellen zu ihrer Nachbarschaft klarlegen.

a) Qualitative Wachstumsanomalien.

Abnorme Lokalisation der Wachstumstätigkeit und ihre Wirkungen auf die Zellenformen werden sich dann besonders leicht wahrnehmen lassen, wenn die normal sich entwickelnde Zelle durch strenge Innehaltung bestimmter Wachstumslokalisationen ihre Form zu bekommen pflegt.

Das gilt in erster Linie für die durch Spitzenwachstum sich vergrößernden Gebilde, wie die Wurzelhaare, Pollenschläuche, Siphoneen oder Pilzhyphen. Der Einfluß äußerer Bedingungen auf die Ausdehnung und die Lage der wachsenden Membranareale ist im Experiment leicht zu prüfen.

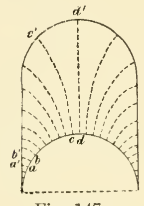


Fig. 147. Schema des Spitzenwachstums einer Pilzhyphe. Erklärung im Text. Nach REINHARDT.

Wie sich beim Spitzenwachstum der genannten Zellenformen die Oberflächeneinheiten der äußersten halbkugeligen Membrankuppe verhalten, hat REINHARDT mit nebenstehendem Schema (Fig. 147) deutlich gemacht[1]): am Wachstum nehmen nur diejenigen Membranpartien teil, welche dem halbkugelförmigen Zellenende angehören und zwar um so intensiver, je näher sie der äußersten Spitze der Membrankuppe liegen. Teilchen *c* wird nach *c'*, *d* nach *d'* verschoben; die Strecke *c d* wächst zu der erheblich größeren *c' d'* heran, während gleichlange Zonen bei *a* oder *b* nur ganz geringen Zuwachs erfahren. Werden die Regulationen, welche die Wachstumsintensität der verschiedenen Membranzonen in der angeführten Weise regeln, durch irgendwelche Eingriffe gestört, so resultieren nicht zylindrische Gebilde, wie beim normalen Fortgang der Ontogenese, sondern allerhand unregelmäßige Formen: wenn ebenso stark wie die an der äußersten Kuppe bei *c* oder *d* liegenden Membranpartien auch die basalwärts folgenden Zonen sich am Flächenwachstum beteiligen, so entstehen „Auftreibungen"; ist andererseits das Wachstumsintensitätsgefälle von *d* bis *a* steiler als unter normalen Bedingungen, oder zeigen sich überhaupt ausschließlich die an der äußersten Kuppe liegenden Teile zum Wachstum befähigt, so resultieren „Einschnürungen". Diese und jene können miteinander an der nämlichen Zelle in mannigfaltigster Weise wechseln. Davon kann man sich bei Kultur und Beobachtung von Keimlingswurzeln (Wurzelhaaren), Pollenschläuchen usw. jederzeit leicht überzeugen. Schwankungen der Temperatur, Änderungen des osmotischen Druckes im umgebenden Medium,

1) REINHARDT, Das Wachstum der Pilzhyphen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, **23**, 557); Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran (Festschr. f. SCHWENDENER 1899, 425).

sowie Behandlung mit Giften geben die gleichen oder doch ganz ähnliche Resultate[1]).

Mit den angeführten Formanomalien sind aber die Wirkungen der genannten Mittel auf die Gestaltungstätigkeit wachsender Wurzelhaare usw. noch nicht erschöpft: „bei noch weitgehenderen Störungen plattet sich — wie REINHARDT schildert — die Kugel vorn ab, das Wachstum an der Spitze erlischt zuerst, während die nach den Längsseiten zu liegenden Teile noch weiter wachsen und die ruhende Spitze wie ein Ringwall überragen, bis auch hier das Wachstum zum Stillstand kommt. Das weitere Wachstum, oft schon nach wenigen Minuten, wird nicht von der Spitze, sondern von einzelnen Punkten des Ringwalles wieder aufgenommen durch Hervorsprossungen, welche ihrerseits durch Spitzenwachstum zu Hyphen auswachsen." So entstehen verzweigte Formen an Stelle der beim normalen Verlauf der Dinge stets unverzweigten.

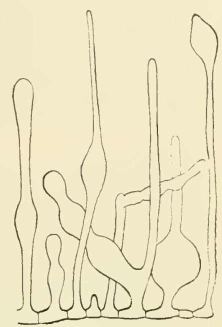


Fig. 148. Wachstumsanomalie. Abnormes Wachstum der Wurzelhaare von Senfkeimlingen nach Behandlung mit sehr verdünnter Sublimatlösung.

Die Formen, welche experimentell an Wurzelhaaren usw. sich erzielen lassen, sind dieselben, die wir nach Infektion der mit Spitzenwachstum sich verlängernden Gebilde durch irgendwelche tierische oder pflanzliche Parasiten entstehen sehen[2]); auch die kugeligen Anschwellungen, die das sterile Myzel der von den Schleppameisen (*Atta*) kultivierten Basidiomyzeten *Rozites gongylophora* zu den von MÖLLER[3]) beschriebenen „Kohlrabihäufchen" werden lassen (Fig. 149), und

1) Über Wurzelhaare vgl. z. B. SCHWARZ, Die Wurzelhaare d. Pflanzen (Tübinger Unters. 1882, **1**, H. 2, 135); WORTMANN, Beiträge zur Physiologie des Wachstums (Bot. Zeitg. 1889, **47**, 283); STIEHR, Über das Verhalten der Wurzelhärchen gegen Lösungen (Dissertation, Kiel 1903); COUPIN, Sur la cytol. et la tératol. des poils absorbants (Rev. gén. de bot. 1909, **21**, 63). — Über Pilzhyphen REINHARDT a. a. O. 1892. — Über Pollenschläuche TOMASCHEK, Eigentümliche Umbildung des Pollens (Bull. soc. imp. nat. Moscou 1871, **2**); ACQUA, Contrib. alla conosc. delle cell. vegetali (Malpighia 1891, **5**, 3); COUPIN, Germinations tératol. des grains de pollen (Rev. gén. de bot. 1907, **19**, 226).

2) Über Deformationen von Rhizoiden und Wurzelhaaren: MAGNUS, P., Über *Chytridium tumefaciens* n. sp. in den Wurzelhaaren von *Ceramium flabelligerum* und *acanthonotum* usw. (Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Fr. Berlin 1872, 87); GÖBEL, Morphologische und biologische Studien (Ann. jard. bot., Buitenzorg, 1888, **7**, 77); GÖBEL, Archegoniatenstudien I (Flora 1892, **76**, 106; Beobachtungen an *Polypodium obliquatum* und *Trichomanes rigidum*); MARCHAND, Sur une nostochinée parasite (Bull. Soc. Bot. France, 1879, **26**, 336; Beobachtungen an infizierten Moosrhizoiden, bes. *Riccia*); NĚMEC, Die Mykorrhiza einiger Lebermoose (Ber. d. D. bot. Ges. 1899, **17**, 311; Beobachtungen an *Calypogeia*); BORZI, *Rhizomyxa*, nuovo Ficomicete (Messina 1884; Schwellungen an den Wurzelhaaren vieler Monokotylen und Dikotylen nach Infektion mit *Rh. hypogaea*). — Über Deformationen von Pilzhyphen: CORNU, Monogr. d. Saprolégniées (Ann. Sc. Nat. Bot. 1872, Sér. 5, **5**, 145); A. FISCHER in RABENHORSTS Kryptogamenflora 1892, **1**, 4, 34, 37 u. a. O.; ZOPF, Zur Kenntnis der Phykomyzeten (Nova Acta Acad. Leop. 1884, **47**, 168, 173 u. a. O.); RACIBORSKI, Pflanzenpathologisches aus Java (Zeitschr. f. Pflanzen-Krankh. 1898, **8**, 195). Die sog. Konidien des *Bactridium flavum* sind enorm vergrößerte Zellen einer unbekannten Pilzwirtpflanze [*Peziza*?], in der ein amöbenähnlicher [*Rozella*?, *Woronina*?] Parasit lebt.

3) MÖLLER, A., Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen (Jena 1893; SCHIMPERS Mitteil. a. d. Tropen, **4**).

die an *Vaucheria*-Fäden auftretenden Gallen der *Notommata Werneckii*[1]) (Fig. 150) sind ebensogut in diesem Zusammenhang zu erwähnen wie die mannigfaltigen Abweichungen der Erineumhaare (s. o. S. 180 und Fig. 98 und 117) von der Zylinderform (Fig. 116), die mit allen Einzelheiten das wiederholen, was wir in kleinem Maßstab an den unter dem Deckglas wachsenden Pilzhyphen und Wurzelhaaren studieren können.

Einen extremen Fall aus derselben Reihe von Erscheinungen bedeutet die Entstehung der Kugelhefe. Klebs[2]) und Ritter[3]) haben festgestellt, daß die Sporen von *Mucor spinosus* und *M. racemosus* in Lösungen von organischen und anorganischen Säuren, welche Ammoniumnitrat oder -chlorid



Fig. 149.
Wachstumsanomalie. „Kohlrabihäufchen" von *Rozites gongylophora* aus den Pilzgärten der südbrasilianischen *Atta*-Arten. Nach Möller.

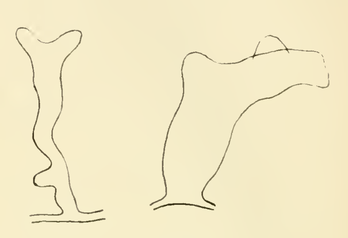


Fig. 150.
Wachstumsanomalien. *Notommata*-Gallen auf *Vaucheria*. Nach Rothert.

enthalten, zu ansehnlichen (bis 800 μ Durchmesser) Kugeln heranwachsen, und daß ähnliche auch an normal entwickelten Hyphen entstehen können (vgl. Fig. 151).

Ähnliche Anschwellungen entstehen nach Raciborski[4]) an *Aspergillus* unter dem Einfluß von Jod, nach Wehmer[5]) unter dem Einfluß von Säuren. —

Bei den von Reinhardt beschriebenen Ringwallformen und Verzweigungen entstehen zwar neue kugelkalottenförmige Wachstumsherde; diese leiten sich jedoch unmittelbar von den bereits vorhandenen ab, so daß von einer ontogenetischen Kontinuität der zu Flächenwachstum befähigten Membranareale gesprochen werden kann.

Gröbliche mechanische Insulte, durch welche wachsenden Pilzhyphen u. a. die Spitzen genommen werden, oder die Einwirkung irgendwelcher

1) Rothert, Über die Gallen der Rotatorie *Notommata Werneckii* auf *Vaucheria Walzi* n. sp. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, **29**, 525).

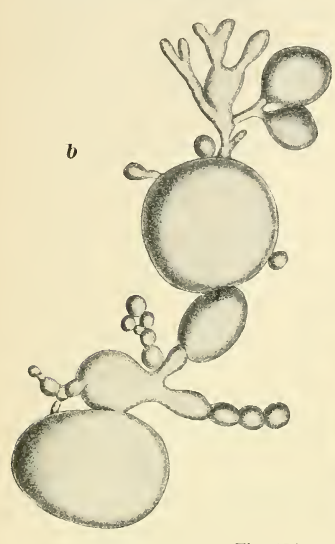
2) Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen (Jena 1896, 512 ff.).

3) Ritter, Über Kugelhefe und Riesenzellen bei einigen Mukorazeen (Ber. d. D. bot. Ges. 1907, **25**, 255); Die giftige und formative Wirkung der Säuren auf die Mukorazeen usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1913, **52**, 351; dort weitere Literaturangaben); vgl. auch Burgeff, Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens* Kunze (Flora 1915, **107**, 259, 285).

4) Raciborski, Einige Chemomorphosen des *Aspergillus niger* (Bull. acad. sc. Cracovie déc. 1905 [1906]).

5) Wehmer, Übergang älterer Vegetationen von *Aspergillus fumigatus* in „Riesenzellen" unter Wirkung angehäufter Säure (Ber. d. D. bot. Ges. 1913, **31**, 257).

Faktoren, die das Wachstum der Spitzen für immer erlöschen lassen, schließen die Wiederaufnahme des Wachstums seitens der geschädigten Zelle keineswegs aus. Vielmehr sehen wir, daß unterhalb der Spitze oder der vernarbten (s. o. S. 125ff.) Wundstelle sich neue Wachstumsherde bilden können. Diese Veränderung betrifft bei den zu reichlicher Verzweigung befähigten Pilzhyphen freilich Stellen, die auch unter normalen Bedingungen und auch bei



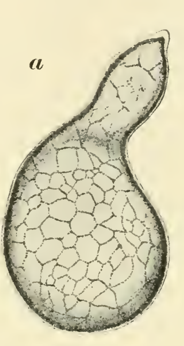


Fig. 151.
Wachstumsanomalien. Bildung der sog. Kugelhefe. *a Mucor spinosus* (in 0,5 % Zitronensäure und Zuckerammoniumnitrat nach 8 Tagen). *b M. racemosus* (14tägige Kultur in 4 % Glukose, 0,7 % Ammoniumnitrat und 8,2 % Chlornatrium). Nach RITTEB.

normalem Fortgang des Spitzenwachstums zu neuen Wachstumsherden hätten werden können. In anderen Fällen sehen wir nach Störung des normalen Wachstums Verzweigungen entstehen, die in der normalen Ontogenese niemals zur Beobachtung kommen. *Spirogyra* und ähnliche Zellen wachsen während der vegetativen Phase ihres Daseins bekanntlich nur durch Streckung der Zylinderflächen in longitudinaler Richtung; unter abnormen Einflüssen kommt es gelegentlich zu seitlichen Ausstülpungen, zu Verzweigungen. MIEHE plasmolysierte die Fäden einer marinen *Cladophora*-sp. und sah nach Rückkehr des Materials in Lösungen des normalen osmotischen Druckes an den basalen Enden der Zellen rhizoidartige Seitenzweige entstehen[1]).

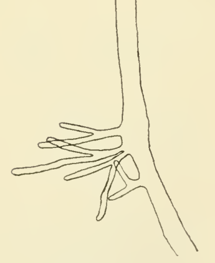


Fig. 152.
Wachstumsanomalien. Verzweigung der Fruchthyphe von *Phycomyces nitens* unter dem Einfluß von mechanischem Druck. Nach KÖHLER.

1) MIEHE, Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen (Ber. d. D. bot. Ges. 1905, **23**, 257).

Durch Druck konnte KÖHLER[1]) an den Fruchthyphen von *Phycomyces nitens* Zweigbüschel entstehen lassen (Fig. 152). Unregelmäßig verzweigte Kopulationsschläuche (*Spirogyra*) beobachtete HABERLANDT[2]). Die Involutionsformen der Bakterien gehören ebenfalls in diesen Zusammenhang: sie unterscheiden sich von den normalen Formen nicht nur durch die Auftreibungen und Verengungen, von welchen oben die Rede war, sondern besonders auffällig auch durch das Auftreten von Verzweigungen, *Y*-artigen Zellen usw. (Fig. 153); sie unterscheiden sich andererseits von den bisher behandelten Wachstumsanomalien insofern, als bei der Bildung von Involutionsformen Zellen zustande kommen, deren Volumen das der normalen Zellen viele Male übertrifft.

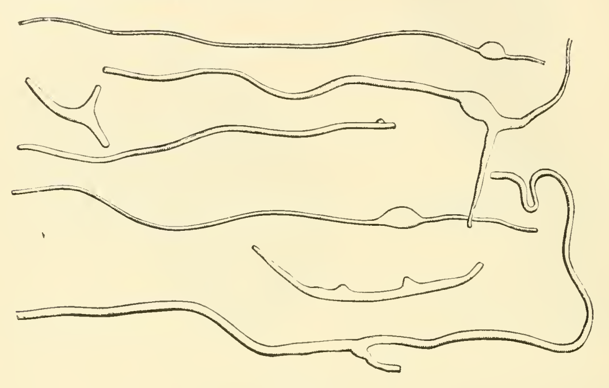


Fig. 153.

Wachstumsanomalien. Abnorm große Bakterienzellen mit Auftreibungen und Verzweigungen (Involutionsformen von *Bacterium pasteurianum*). Nach HANSEN.

Algenzellen, die durch unregelmäßige Form und Neigung zur Zweigbildung auffielen, beobachteten beispielsweise an *Stichococcus* AF KLERCKER, MATRUCHOT und MOLLIARD, KRÜGER an *Chlorothecium saccharophilum*, BEYERINCK an *Scenedesmus acutus* usw.[3]). Auch die Riesenalgenzellen,

1) KÖHLER, Beiträge zur Kenntnis der Reproduktions- und Regenerationsvorgänge bei Pilzen usw. (Flora 1907, **97**, 216).

2) HABERLANDT, Zur Kenntnis der Konjugation bei *Spirogyra* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 1890, **99**, Abt. 1, 390, Fig. 6). — Über Verzweigungen und Rhizoidbildung bei Konjugation vgl. ferner PASCHER, Über auffallende Rhizoid- und Zweigbildungen bei einer *Mougeotia*-Art (Flora 1907, **97**, 107; dort auch einige weitere Literaturangaben).

3) AF KLERCKER, Über zwei Wasserformen von *Stichococcus* (Flora 1896, **82**, 90); MATRUCHOT et MOLLIARD, Variations de struct. d'une algue verte sous l'infl. du milieu nutritif (Rev. gén. de Bot. 1902, **14**, 113); KRÜGER, W., Kurze Charakteristik einiger niederen Organismen im Saftflusse der Laubbäume (Hedwigia 1894, **33**, 241); BEYERINCK, Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Organismen (Bot. Zeitg. 1890, **48**, 724); vgl. auch RICHTER, Über die Anpassung der Süßwasseralgen an Kochsalzlösungen (Flora 1892, **75**, 4); LOCKWOOD, Formes anormales chez les Diatomées cultivées artificiellement (Arch. Micrographie, **10**, 5); MIQUEL, Recherches expérim. sur la phys., morph. et pathol. des Diatomées (Ibid., 49). Letzterer erhielt abnorme Formen in älteren erschöpften Kulturen, besonders wenn sie mit anderen Algen (*Scenedesmus* u. a.) verunreinigt waren.

die unter der Einwirkung von Pilzhyphen bei der Flechtenbildung entstehen können, darf ich hier nennen[1]). „Involutionsformen" an Hefen sind schon wiederholt beschrieben worden; wurstförmige und gelappte Sporen erntete SCHOSTAKOWITSCH[2]) von *Mucor proliferus*.

Schließlich sind noch die abnorm verzweigten Tracheïden und Sklerenchymfasern, die im Gewebe höherer Pflanzen sich finden[3]), und namentlich die reich verzweigten Zellen zu erwähnen, die VÖCHTING in den pathologischen Neubildungen höherer Pflanzen gefunden hat[4]); sie ähneln den Spikularzellen normaler Gewebe, übertreffen sie aber oft durch den Reichtum ihrer Gestaltung. Fig. 154 und 155 zeigen Sklerenchymfasern und andere dickwandige Elemente aus abnormen Gewebsneubildungen der Sonnenrose und des Kohlrabi. Gestaltbestimmend wirken bei der Entstehung dieser sonderbaren Gebilde in erster Linie wohl mechanische Faktoren, indem die abenteuerlich gestalteten Fortsätze der Zellen in die zwischen benachbarten Zellen liegenden Fugen hineinwachsen. Hinsichtlich des formbestimmenden Einflusses, den die Nachbarzellen auf die Entwicklung der VÖCHTINGschen Idioblasten haben, sind diese in gewissem Grade mit den in die Gefäßlumina sich entwickelnden Thyllen vergleichbar: die Zellen, aus welchen diese hervorgehen, erfahren nur an denjenigen, eng umschriebenen Teilen ihrer Wand Flächenwachstum, an welchen die Tüpfel der benachbarten Gefäße eine Ausdehnung gestatten. — Mit den Thyllen ebenso wie mit der Mehrzahl der von VÖCHTING beobachteten verzweigten Zellen, haben wir bereits Wachstumsanomalien geschildert, die nicht nur als qualitative, sondern auch als quantitative zu gelten haben, d. h. als solche, bei welchen die wachsenden Zellen ein abnorm großes Volumen erreichen. —

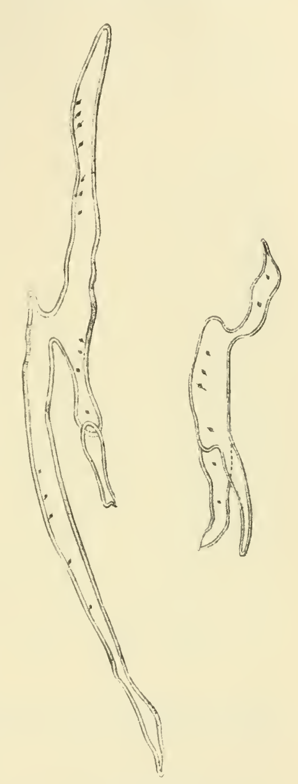


Fig. 154.
Wachstumsanomalien. Verzweigte Sklerenchymfasern aus Gewebsneubildungen von *Helianthus annuus*. Nach VÖCHTING.

1) STAHL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten 1877, H. 2; vgl. auch LAGERHEIM, Über eine durch die Einwirkung von Pilzhyphen entstehende Varietät von *Stichococcus bacillaris* NAEG. (Flora 1888, **71**, 61); BONNIER (Germination d. lichens s. l. protonémas d. mousses, Rev. gén. de Bot. 1889, **1**, 165) erhielt unregelmäßige, geschwollene Zellenformen an den von Pilzen besiedelten Moosprotonemapflänzchen.

2) SCHOSTAKOWITSCH, Einige Versuche über die Abhängigkeit des *M. prol.* von der äußeren Bedingung (Flora 1897, **84**, 88).

3) Über verzweigte Tracheïden bei Koniferen vgl. z. B. MÜLLER, C., Über die Balken in den Holzelementen der Koniferen (Ber. d. D. bot. Ges. 1890, **8** [17], Tab. XIV, Fig. 7).

4) VÖCHTING, Über Transplantationen am Pflanzenkörper, Tübingen 1892; Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **34**, 1); Untersuchungen

Von den verzweigten Riesenzellen, welche *Urophlyctis leproides* (auf *Beta vulgaris*) entstehen läßt, wird später die Rede sein.

In den zuletzt genannten Fällen kamen Formanomalien stets dadurch zustande, daß lokale Förderung des Wachstums der Zellhaut erfolgte. Natürlich können abnorme Zellenformen auch dann resultieren, wenn das Wachstum lokal gehemmt wird.



Fig. 155.
Wachstumsanomalien. Verzweigte Steinzellen und andere dickwandige Elemente aus Gewebsneubildungen des Kohlrabi; bei einigen ist noch die ursprüngliche Parenchymform der Zellen erkennbar. Nach VÖCHTING.

Bei *Oedogonium* können z. B., wie v. WISSELINGH mitteilt, knieförmig verbogene Zellenformen zustande kommen, wenn das Wachstum an einer Flanke stehen bleibt oder nur schwächer als an der gegenüberliegenden sich betätigt[1]).

b) Quantitative Wachstumsanomalien.

Wenn irgendwelche Zellen zu abnorm gesteigertem Wachstum angeregt werden, sprechen wir von Hypertrophie[2]); diese führt zu abnorm

zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers, Tübingen 1908, 71, 191 u. a. O.

1) WISSELINGH, Über den Ring und die Zellwand bei *Oedogonium* (Beih. z. bot. Zentralbl., Abt. I, 1908, **23**, 157, 178).

2) Vgl. VIRCHOW, Zellularpathologie 1858, 58.

großen Zellen, die freilich keineswegs immer in ihrer Größe erhalten bleiben, da dem abnormen Wachstum in der Mehrzahl der Fälle Teilungen folgen; alle Hypertrophien stellen quantitative Wachstumsanomalien dar, die sich natürlich mit den bereits erörterten qualitativen in der mannigfaltigsten Weise kombinieren können. Es mag gestattet sein, mit dem Terminus Hypertrophie sowohl den Vorgang des abnormen Wachstums, als das Produkt — die abnorm vergrößerten Zellen — zu bezeichnen.

„Hypertrophie in meinem Sinne" — sagt VIRCHOW a. a. O. — „wäre der Fall, wo einzelne Elemente eine beträchtliche Masse von Stoff in sich aufnehmen und dadurch größer werden, und wo durch die gleichzeitige Vergrößerung vieler Elemente endlich ein ganzes Organ anschwellen kann." Es dürfte sich empfehlen, den botanischen Objekten gegenüber die etymologische Bedeutung des Terminus, die auf ein Übermaß von Stoffzufuhr und Stoffaneignung hinweist, außer acht zu lassen und lediglich die durch Wachstum bedingte, d. h. irreversible Volumenzunahme der Zelle, soweit diese dabei über das normale Maß ihrer Größe hinauswächst, zum Kriterium zu machen. In vielen Fällen wird diese Volumenzunahme allerdings erst durch besonders reichliche Stoffzufuhr angeregt und ermöglicht oder geht mit einer unter dem Mikroskop deutlich wahrnehmbaren Stoffanhäufung im Lumen der Zelle Hand in Hand; in anderen Fällen aber tritt gerade das Gegenteil ein, indem die Zelle während des abnorm gesteigerten Wachstums an Stoffen zusehends verarmt, ihr Zellenkern schwindet, der Protoplasmabelag immer schmächtiger wird, und die Chromatophoren zu kleinen Granulis reduziert werden, so daß das abnorme Wachstum der Zelle sehr oft eine erhebliche Abkürzung ihrer Lebensdauer bewirkt. Man hat vorgeschlagen, zwischen meristischem (assimilierendem, embryonalem) Wachstum und dem Streckungs- oder Bewegungswachstum vegetabilischer Zellen zu unterscheiden[1]): das meristische Wachstum wird als Resultat der Assimilationsfähigkeit des Plasmas definiert und beruht vorzugsweise auf einem Gewinn der Zelle an lebendiger Materie; bei dem Streckungs- oder Bewegungswachstum dagegen handelt es sich vor allem um Vergrößerung des Zellsaftraumes, also um Zunahme des Wassergehalts der Zelle.

Bei der Beurteilung der durch Hypertrophie gekennzeichneten Krankheitsbilder der Pflanzen ist die Unterscheidung zwischen diesen beiden Arten des Wachstums von Bedeutung, weil gerade bei der Bildung vieler abnormer Gewebe meristisches und Streckungswachstum besonders deutlich unterscheidbar werden. Dem meristischen Wachstum folgt im allgemeinen der Prozeß der Zellenteilung, von dem später zu sprechen sein wird; in anderen Fällen bleiben die meristisch heranwachsenden Zellen ungeteilt, wie z. B. bei manchen durch Verwundungsreiz veranlaßten Hypertrophien (Fig. 27) oder bei den Erineumhaaren (Fig. 114, 117 u. a.), den Grundgewebsgallen des *Oligotrophus Solmsii* (auf *Viburnum lantana*, vgl. Fig. 87) u. a. m. Typisches Streckungswachstum beobachten wir sehr oft bei der Entstehung der hyperhydrischen Gewebe, deren Zellen enorm vergrößerte Zellsafträume enthalten, ferner bei dem Wachstum der in Dunkelkultur gestreckten Internodien vieler Pflanzen (Etiolement, s. o. S. 27) u. ähnl.

* * *

1) RACIBORSKI, Über Schrittwachstum der Zelle (Bull. Acad. de Cracovie 1907, Oct., 898); vgl. auch KÜSTER, Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie (Progr. rei bot. 1908, **2**, 455, 457 ff.).

Abnorm große Zellen haben wir schon früher bei Erörterung der Hypoplasien zu beschreiben gehabt; denn offenbar werden auch ohne abnorm gesteigertes Wachstum abnorm große Zellen schon dann zustande kommen können, wenn irgendwelche Elemente ihr Wachstum in normaler Weise fortsetzen, aber Teilung und Querwandbildung ausbleiben (s. o. S. 233 u. ff.). Es wird nicht immer leicht sein zu entscheiden, ob abnorm große Zellen als das Produkt einer Hypertrophie im hier erörterten Sinn anzusprechen sind oder nicht.

Die Unterscheidung wird verhältnismäßig leicht sein, wenn es sich um Zellen handelt, die normalerweise über eine annähernd konstante Maximalgröße nicht hinauszuwachsen pflegen.

Was die Verbreitung der Hypertrophien am Pflanzenkörper betrifft, so gilt vor allem der Satz, daß Zellen jeder Art — der Epidermis, des Grundgewebes, der Gefäßbündel, der primären und sekundären Gewebe — zu hypertrophischen Veränderungen angeregt werden können und zwar durch die verschiedensten Agentien: durch Trauma, durch erhöhten Turgordruck, durch abnorm reiche Nährstoffzufuhr, durch parasitäre Infektion. Nicht nur Zellen, die zur Zeit der Einwirkung der genannten Agentien noch im Wachstum begriffen sind, sondern auch diejenigen, die schon längst ihr Wachstum abgeschlossen haben und zu Anteilen des Dauergewebes geworden sind, können hypertrophieren. Das Verhalten des Marks und alter Jahresschichten der sekundären Rinden, deren Zellen durch Trauma zu ergiebigem Wachstum angeregt werden können, beweist, daß selbst eine mehrjährige Ruhezeit den Zellen die Fähigkeit zu hypertrophischem Wachstum nicht nimmt; alte Orchideenblätter bilden nach Verwundung ihre umfangreichen Kallushypertrophien, Zweige und Blätter lassen Intumeszenzen aus ihrem Dauergrundgewebe hervorsprossen u. ähnl. m.

Andererseits hat Thomas den Satz aufgestellt, daß Gallenbildung nur möglich ist, solange der von der Infektion betroffene Pflanzenteil noch in Entwicklung begriffen ist[1]). Bei der großen Ähnlichkeit, welche manche Gallen mit den Wundgeweben aufweisen, und der ätiologischen Übereinstimmung, die sie mit den Wundgeweben verbindet, ist freilich anzunehmen, daß unter den kallusähnlichen Gallen sich auch solche finden werden, die aus Dauergewebe sich herleiten; in der Tat scheinen die von *Adelges fagi* an der Buche erzeugten Gebilde[2]) bereits ein Beispiel für diese Klasse von Gallen zu bringen.

Im allgemeinen aber behält der Satz seine Gültigkeit, daß Zellen, deren Wachstum noch nicht abgeschlossen ist, durch Agentien verschiedener Art leichter zu abnormem Wachstum angeregt werden können und bei diesem sich intensiver betätigen als Dauergewebszellen; ja es ist hinzuzufügen, daß die im Wachstum begriffenen Teile eines Pflanzenkörpers untereinander je nach ihrer Altersstufe sich verschieden verhalten — stets zugunsten der jüngeren Stadien, indem ihre Leistungsfähigkeit die der älteren zu übertreffen pflegt.

1) Thomas, Zur Entstehung der Milbengallen und verwandter Pflanzenauswüchse (Bot. Zeitg. 1872, **30**, 284). Eine Bemerkung zu Julius Sachs, Physiologische Notizen, den Fundamentalsatz der Zezidiologie betreffend (Ber. d. D. bot. Ges. 1898, **16**. 72). Weitere Literatur bei Küster, Gallen der Pflanzen 1911, 251 ff.

2) Hartig, Die Buchenwollaus (*Chermes fagi* Kltb.) (Untersuchungen aus dem forstbot. Inst. München 1880, **1**, 156); Küster, 1903, 1. Aufl., 227; Die Gallen der Pflanzen 1911, 252.

Am schönsten lassen sich diese vom Alter bedingten Unterschiede wohl bei den Regenerationsvorgängen (s. o. S. 138ff.) und bei der Gallenbildung beobachten[1]).

Auch diejenigen Zellen des Dauergewebes, die durch Verdickung oder chemische Beschaffenheit ihrer Wände von hypertrophischen Veränderungen ausgeschlossen zu sein scheinen, können durch Tilgung jener Qualitäten wieder zum Wachstum tauglich werden. Kollenchymzellen sehen wir nach Verwundung am Aufbau der Kallusgewebe teilnehmen, nachdem ihre Wandverdickungen wenigstens unvollkommen resorbiert worden sind[2]). Von verholzten Wänden nimmt SCHELLENBERG an[3]), daß sie zu Flächenwachstum nicht mehr befähigt sind; es muß zunächst noch dahin gestellt bleiben, ob die von ihm aufgestellte Regel unbedingte Gültigkeit hat[4]), und die in der Literatur niedergelegten gegenteiligen Urteile begründet sind. Auf alle Fälle wäre die Möglichkeit in Rechnung zu ziehen, daß Zellen mit verholzter Membran und lebendem Inhalt durch „Entholzung“ ihrer Membran wieder wachstumsfähig werden[5]). Mitteilungen über derartige Dedifferenzierungsvorgänge, die der Kallusbildung vorausgehen, hat bereits CRÜGER zusammengestellt[6]); er beobachtete z. B., daß bei *Portulacca* die dicken Zelluloselagen der Zellen allmählich sich lockern und schließlich mehr oder minder vollständig verschwinden. Genauere Untersuchungen über diese Vorgänge der Zellverjüngung wären sehr erwünscht. —

Das Maß des hypertrophischen Wachstums, zu welchem die Zellen der Pflanzen gebracht werden können, schwankt innerhalb sehr weiter Grenzen. Nur sehr geringes Wachstum wird z. B. bei der Bildung vieler Pilzgallen ausgelöst: die Uredineen rufen vielfach nur ganz geringe Zellenvergrößerung im Gewebe ihrer Wirte hervor. In anderen Fällen ist das hypertrophische Wachstum so energisch, daß voluminöse Neubildungen durch dasselbe veranlaßt werden. Zumeist folgen dem kräftigen Wachstum der Zellen mehr oder minder zahlreiche Teilungen; andererseits fehlt es nicht an Krankheitsbildern, die gerade durch das Auftreten abnorm großer, ungeteilt bleibender Zellen charakterisiert werden, wie viele hyperhydrische Gewebe, die in Fig. 87 oder 117 dargestellten Gallen u. a. m. Fig. 156 dürfte dadurch ein Interesse bekommen, daß sie das Maß der Vergrößerung, welches — hauptsächlich durch Wachstum parallel zur Oberfläche — die Zellen der Epidermis erreichen können, veranschaulicht, und daß mit ihr gleichzeitig gezeigt wird, in welcher Weise isodiametrische Zellen sich zu prosenchymatisch gestreckten verwandeln können.

---

1) Beispiele bei KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 134; MAGNUS, W., Die Entstehung der Pflanzengallen, verursacht durch Hymenopteren, Jena 1914.

2) Vgl. auch SCHILLING, Über hypertrophische und hyperplastische Gewebewucherungen an Sproßachsen, hervorgerufen durch Paraffine (Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, **55**, 177.)

3) SCHELLENBERG, Beiträge zur Kenntnis der verholzten Membranen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, **29**, 237); WARBURG, O., Über den Einfluß der Verholzung auf die Lebensvorgänge des Zellinhalts (Ber. d. D. bot. Ges. 1893, 11, 425).

4) Vgl. z. B. NATHANSOHN, Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der trachealen Elemente (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, **32**, 671).

5) Beobachtungen über die Entholzung der in Zynipidengallen liegenden verholzten mechanischen Zellen bei WEIDEL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Zynipidengallen der Eiche (Flora 1911, **102**, 279, 297).

6) CRÜGER, Einiges über die Gewebsveränderungen bei der Fortpflanzung durch Stecklinge (Bot. Zeitg. 1860, **18**, 369).

Die Beteiligung der verschiedenen Gewebe eines Pflanzenorganes an hypertrophischen Veränderungen ist eine verschiedene. Im allgemeinen hat der Satz Gültigkeit, daß die Zellen des Grundgewebes stärker hypertrophieren und anhaltender wachsen und neue Zellen liefern können als die der Epidermis, ebenso die Zellen der Rinde stärker als die des Marks usw. Bei Kultur im Dunkeln, nach Infektion durch Pilze oder Tiere oder nach traumatischen Eingriffen, auch bei der Bildung mancher hyperhydrischen Gewebe usw. sehen wir zwar abnorm große Epidermiszellen zustande kommen; aber die Wachstumstätigkeit der unter ihnen liegenden Grundgewebszellen übertrifft im allgemeinen die der Epidermiszellen ganz erheblich. Eine Ausnahme machen die von *Synchytrium*-Arten oder Erineum-erzeugenden Gallmilben infizierten Epidermiszellen, die zu enormen Gebilden (Fig. 98 und 117) heranwachsen können, während die ihnen anliegenden Grundgewebszellen völlig oder nahezu unverändert bleiben (s. o. S. 159 ff.)[1]. Die verschiedenen Elemente, aus welchen sich die Epidermen aufbauen, beteiligen sich ihrerseits ungleich stark an hypertrophischen Veränderungen: die Schließzellen vergrößern sich nur wenig, während die neben ihnen liegenden Epidermiszellen — z. B. beim Etiolement — starkes Streckenwachstum durchmachen. Auch bei anderen z. B. den hyperhydrischen Gewebeanomalien erweisen sich die Schließzellen als wachstumsträge[2]. Die verschiedenen Schichten des Grundgewebes reagieren ihrerseits ebenfalls mit ungleich starker Wachstumstätigkeit auf die sie treffenden Reize; namentlich bei der Gallenbildung ist die Überlegenheit der unteren Schichten gegenüber den oberseits gelegenen oft deutlich erkennbar. Bei der Fenster-

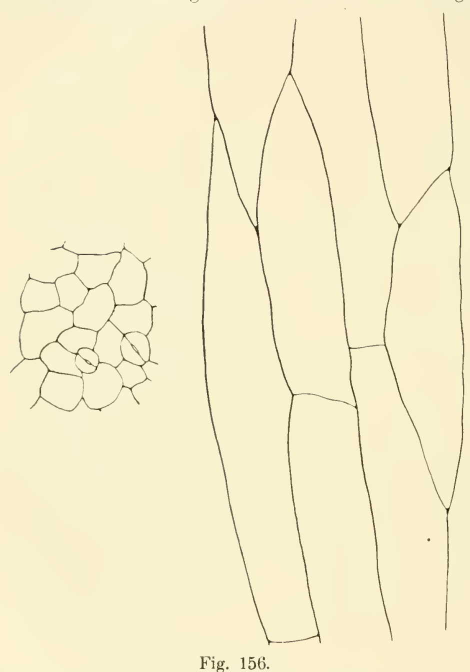


Fig. 156.
Wachstumsanomalie. Links normale Zellen der Blattepidermis von *Ampelopsis Veitchii*; rechts Epidermis einer Perldrüse desselben Blattes.

1) KÜSTER 1903, 1. Aufl., 296 ff.
2) Vgl. auch VÖCHTING, Experimentelle Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie des Pflanzenkörpers 1908, 177.

galle des Ahorns (Dipteron auf *Acer pseudo-platanus*) fand ich die Zellen der obersten Mesophyllschicht oft unverändert, die anderen dagegen mächtig vergrößert[1]). Ähnliches gilt für die in Fig. 89a dargestellte *Banisteria*-Galle, in der die obersten Palissaden des infizierten Blattes in normaler Verfassung gefunden werden, während die tiefer liegenden Schichten nach kräftigem Wachstum zahlreiche Teilungen erfahren haben. In vielen anderen Gallen nehmen zwar auch die obersten Mesophyllschichten am Wachstum teil, die unteren betätigen sich aber viel lebhafter als sie (vgl. Fig. 121).

Nach Němec[2]) können nach Infektion der Wurzeln durch *Heterodera radicicola* nur die Pleromzellen zu Riesenzellen heranwachsen (Fig. 159b); stößt die Mundöffnung des Parasiten an Perikambiumzellen, so bleiben diese von der Hypertrophie ausgeschlossen.

Ist die Wachstumsenergie benachbarter Gewebepartien verschieden, so kann es zu erheblichen Gewebespannungen und zu Gewebezerreißungen kommen; auch Hypertrophie ohne nachfolgende Zellenteilung ist imstande, derartige Zerreißungen zu bewirken. Wir kommen in einem späteren Abschnitt auf diese Erscheinungen zurück.

* * *

Die Richtung des Membranflächenwachstums und seine Lokalisation bestimmen die Form der hypertrophierten Zelle. Der Zuwachskoeffizient ist entweder nach allen Richtungen hin gleich groß, oder es läßt sich eine bevorzugte Richtung des Wachstums erkennen. Im ersten Falle werden die Proportionen der Zelle, die sich hypertrophisch verändert, die alten bleiben, und die hypertrophirte Zelle wird hinsichtlich ihrer Form das vergrößerte Abbild der normalen darstellen. Ein besonders instruktives Beispiel für diese Art des Wachstums liefern die von Gerassimoff studierten *Spirogyra*-Zellen, die mit doppelter Kernmasse ausgestattet sind[3]). Zellen dieser Art, die durch Fusion der Kerne aus zweikernigen Zellen hervorgegangen sind, wachsen unter dem Einfluß des abnorm reichlichen Gehalts an Kernsubstanz zu abnormer Größe heran; sie werden dabei nicht nur abnorm lang, sondern gewinnen auch entsprechend an Breite, so daß die Gestalt der hypertrophierten Zelle der normalen ähnlich bleibt (Fig. 157).

Sehr viel häufiger, ja fast allgemein verbreitet, ist der andere Fall, in welchem die Proportionen der hypertrophierenden Zellen sich in irgendeiner Weise ändern, es wird eine formale Umwertung eintreten müssen; aus der kugeligen Zelle wird beispielsweise eine schlauchförmige werden, u. s. f. Der Fall, daß die Zellen nur in einer Richtung abnormes Wachstum erfahren, oder dieses sich in einer Richtung auffällig stärker betätigt als in anderen, ist außerordentlich häufig. Die Zellen der *Ribes*-Rinde wachsen bei Entwicklung der Rindenwucherungen fast ausschließlich in radialer Richtung (Fig. 17); sie strecken sich also in derselben Richtung, in der sich das normale Wachstum der Kambiumzellen bewegte, das jene einst lieferte. Die Kambiumzellen, die zur Bildung von Kallus sich anschicken, betätigen ihr sehr gesteigertes Wachstum vornehmlich in radialer Richtung, d. h. in

1) Küster, 1. Aufl. 1903, 118.
2) Němec, Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen 1910, 154.
3) Gerassimoff 1902 a. a. O.; s. o. S. —.

derselben, in der auch ihr normales Wachstum vor sich geht. Die Grundgewebszellen vieler Blätter wachsen bei der Bildung der Intumeszenzen (S. 46) ebenso wie bei der Entstehung vieler Gallen (Fig. 87) ausschließlich oder doch vorzugsweise in der Richtung senkrecht zur Oberfläche und liefern, falls Zellenteilungen ausbleiben, in vergrößertem Maßstabe dieselbe Zellenform, die aus der Anatomie normaler Gewebe als Palissaden bekannt sind. Andererseits wissen wir gerade aus der Ontogenie der Gallen, daß unter dem Einfluß vieler Infektionen die Zellen der nämlichen Organe zu Wachstum parallel zur Oberfläche angeregt werden können: die Qualität des Reizes bestimmt die Richtung des Wachstums, zu dem die Zellen von ihm veranlaßt werden. Die Zellen der Spirogyren schließlich sehen wir unter dem Einfluß anästhetischer Mittel zu Tonnenform anschwellen. Die Außenränder der Zellen wachsen also nicht mehr durch Einlagerung neuer Teilchen in longitudinaler, sondern durch Einlagerung in tangentialer Richtung — ein Modus, der unter normalen Entwicklungsbedingungen nicht beobachtet wird[1]).

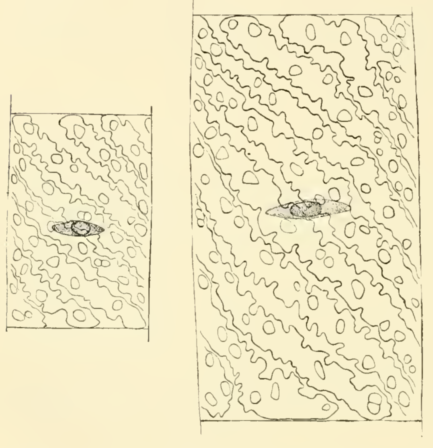


Fig. 157.
Hypertrophie. Links eine normale Zelle von *Spirogyra*; rechts eine solche mit doppeltem Kerngehalt. Nach GERASSIMOFF.

Schließlich ist noch auf die Frage nach der Lokalisation des Membran- und Zellenwachstums auf eng umgrenzte Bezirke zurückzukommen. Bei den Epidermiszellen z. B. erfährt in vielen Fällen nur die Außenwand ergiebiges Flächenwachstum; Form und Größe der ursprünglichen Epidermiszelle bleiben daher dauernd erkennbar. Dergleichen beobachten wir bei der Entstehung von Haaren aus Epidermiszellen (Fig. 98, 116 u. a.); während unter dem Einfluß bestimmter Reize nur die Außenwände der Epidermiszellen Flächenwachstum erfahren, rufen Reize anderer Qualität allseitiges Wachstum der Epidermiszellen hervor (Fig. 110). Ferner: Zellen, die allseits von Gewebe umschlossen sind, steht oft nur ein begrenzter Raum für ihre hypertrophische Volumenzunahme zur Verfügung, und nur ein engbegrenzter Bezirk ihrer Membran kann sich mit Flächenwachstum betätigen: der Zuwachs erscheint dann oft als selbständiges Anhängsel des Mutterkörpers der Zelle. Auch hierbei resultiert selbstverständlich eine völlige Formveränderung der hypertrophierenden Zelle. Beispiele liefern uns die Thyllen (s. o. S. 77) und die thylloiden Bildungen

1) NATHANSOHN, Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilungen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **35**, 48); GERASSIMOFF, Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle (Bull. soc. imp. naturalistes de Moscou 1901, No. 1 u. 2, 198).

und manche andere abnormen Zellenformen, von welchen schon oben bei Behandlung der qualitativen Wachstumsanomalien die Rede war (s. o. Fig. 155). Auch an das großzellige Kallusgewebe, das an den durch Grundgewebe gelegten Wundflächen zu entstehen pflegt (vgl. Fig. 36), ist hier zu erinnern, da die bloßgelegten Zellen vorzugsweise in einer Richtung sich strecken, und zwar senkrecht zur Wundfläche. Die Zellen wachsen also dorthin, wo keine mechanischen Hindernisse ihrem Wachstum entgegenstehen. —

Von der Richtung, in welcher sich das Wachstum der Zellen betätigt, und von dem ungleich intensiven Wachstum, mit welcher die Zellen benachbarter Gewebelagen auf einen Reiz reagieren, hängen die Veränderungen ab, welche das Querschnittsbild eines Pflanzenorganes hinsichtlich der Beteiligung der verschiedenen Gewebeformen an seinem Aufbau unter dem Einfluß abnormer Lebens- und Entwicklungsbedingungen erfährt.

Das Verhältnis des Marks zu den übrigen primären Anteilen der Sprosse, das Verhältnis der Markstrahlen des Holzes zu der Masse des übrigen Xylemgewebes, das Verhältnis des in der Zeiteinheit gelieferten Xylems zu dem entsprechenden Phloemzuwachs ist bei normalen und bei abnormen Individuen und bei solchen, die unter verschiedenartige abnorme Bedingungen geraten sind, ein verschiedenes[1]). Ich beschränke mich darauf, die Anatomie des Blattes nach den hier angedeuteten Gesichtspunkten näher zu behandeln.

Unter gleichbleibenden Bedingungen ist das Verhältnis der Höhe der Epidermiszellen zu der des Mesophylls ($E : M$) oder das der obersten Palissadenschicht zur Gesamthöhe des Mesophylls ($P : M$) nahezu konstant; schon auf geringe Oszillationen in den äußeren Bedingungen reagiert die Pflanze mit Änderungen jener Proportionen. Das Verhältnis $E : M$ z. B. wird, wie ohne weiteres ersichtlich, durch Förderung der Epidermis in demselben Sinne beeinflußt werden, wie durch Hemmung der Grundgewebsentwicklung. Abnorme Proportionen kommen ebensosehr durch Hypoplasie wie durch abnorm gesteigertes Wachstum zustande; zu den auffallendsten Störungen, die vom Normalen am weitesten sich entfernen, führt der zweite Weg unzweifelhaft am häufigsten. Wenn ich bei der Erörterung der Beispiele mich auf die Blätter beschränke, so geschieht es deswegen, weil ihre Gewebe mit besonderer Empfindlichkeit durch die hier erörterten Proportionsänderungen auf Einflüsse der verschiedensten Art reagieren.

VAGELER untersuchte an *Solanum tuberosum* den Einfluß verschiedenartiger Ernährung auf die Zusammensetzung der Spreitengewebe[2]): bei normaler Ernährung nimmt die Epidermis 10,75% der gesamten Blattdicke für sich in Anspruch, bei Kaliüberschuß 11,66%, bei Kalimangel 7,95%.

Beispiele, welche die Wirkungen hypoplastischer Anomalien auf die Proportionen $E : M$ und $P : M$ erläutern, haben wir bei Behandlung der Panaschierungen bereits erwähnen können (Fig. 7); ich verweise ferner auf den Vergleich der Sonnen- und Schattenblätter[3]) (Fig. 140).

1) Vgl. VÖCHTING, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers 1908, 71, 196, 204, 222, 232 u. a.

2) VAGELER, Untersuchungen über den morphologischen Einfluß der Düngung auf die Kartoffel (Journ. f. Landwirtsch. 1907, **55**, 193).

3) Instruktive Abbildungen, die den Einfluß des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft veranschaulichen, bei EBERHARDT, Infl. de l'air sec et de l'air humide etc. (Ann. Sc. Nat. Bot. 1903, sér. 8, **18**, 61, 148).

Das mächtige Wachstum, durch welches namentlich bei der Entstehung vieler Gallen das Grundgewebe der Blätter das der Epidermen zu übertreffen pflegt, läßt für das Verhältnis $E : M$ oft ganz überraschende, vom Normalen weit abweichende Werte zustande kommen. Beispiele für Anomalien in dem Verhältnis $P : M$ liefern uns viele Intumeszenzen, viele Gallen und auch die von TISCHLER[1]) verglichenen Fälle, über welche Fig. 158 Auskunft gibt. Fig. 194 stellt den Fall dar, daß die unterste Mesophyllage im Wachstum besonders gefördert wird, während die oberste nur geringere Mächtigkeit erreicht als unter normalen Verhältnissen.

Natürlich kann auch bei kräftig sich betätigendem abnormem Wachstum der Blattgewebe die Proportion $E : M$ und überhaupt das Verhältnis verschiedener Gewebeschichten zu einander normal oder doch annähernd normal bleiben; bei den Gallen der *Pontania proxima* u. a. *P.*-Arten (auf *Salix*) erfahren sowohl die Epidermis- als auch die Grundgewebszellen der infizierten Blattstellen starkes Wachstum (Fig. 92*b*), so daß auf dem Querschnitt durch die Galle das Verhältnis der Epidermisschichthöhe zu der Grundgewebsmächtigkeit nicht entfernt so stark vom normalen abweicht, wie etwa in den auf Fig. 93, 98, 108 u. v. a. gezeigten Fällen.

Ähnliche Betrachtungen über die Änderungen in den Proportionen legt auch die Betrachtung der Flächenbilder nahe. Ich verweise auf die Fig. 12 und 130,

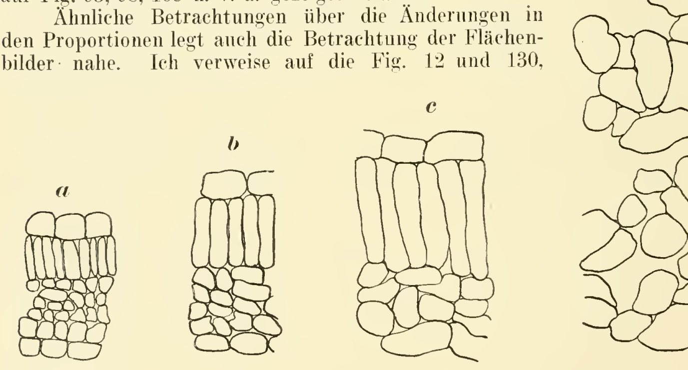


Fig. 158.
Anomalien in der Zusammensetzung eines Blattes aus Epidermis und Grundgewebe ($E:M$ und $P:M$; siehe den Text). Blattquerschnitte von *Euphorbia cyparissias*: *a* Normales Exemplar von trockenem Standort. *b* Warmhausexemplar, später längere Zeit im Kalthaus gehalten. *c* Luxurierendes Exemplar von feuchtem Standort. *d* Ein von *Uromyces pisi* infiziertes, gänzlich mit Pykniden bedecktes Blatt. Nach TISCHLER.

welche das Zurücktreten der Leitbündel einer Blattspreite zugunsten der anderen Gewebsanteile zeigen. —

1) TISCHLER, Untersuchungen über die Beeinflussung der *Euphorbia cyparissias* durch *Uromyces pisi* (Flora 1911, **104**, 1, 33).

Wenn an irgendeinem Pflanzenorgan nur eng umgrenzte Stellen Wachstumsanomalien erkennen lassen, so kann entweder — wie aus dem Gesagten hervorgeht — der Grund für die Lokalisation des abnormen Wachstums in der ungleichartigen Begabung benachbarter Gewebeanteile liegen — ich erinnere an die lokalen Wachstumsleistungen, die zu den Lentizellenwucherungen führen u. dgl. m. — oder in der Wirkung der Außenwelt, die verschiedene Teile eines Organes verschieden beeinflußt und vielleicht nur eng umgrenzte Teile eines Pflanzenorganes den das Wachstum anregenden Agentien aussetzt (Gallen, Wundgewebe usw.). Dabei ist zu beachten, daß auch unabhängig von der Außenwelt und lediglich infolge der anatomischen Struktur des betreffenden Pflanzenorganes die wirksamen Faktoren nur ganz umschriebene Anteile der Pflanze beeinflussen und zu Wachstumsanomalien anregen können; das lehrt das Verhalten der unter den Schließzellen liegenden Mesophyllanteile, die normalerweise zur Lentizellenbildung, wie unter abnormen Umständen zur Intumeszenzenbildung schreiten

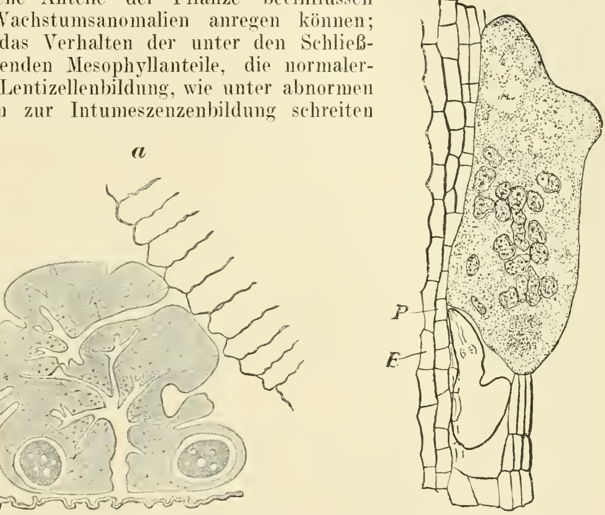


Fig. 159.

Abnorm große Zellen mit abnormem Kerninhalt. *a* Wirtszellen des *Synchytrium mercurialis* (auf *Mercurialis perennis*) mit abnorm vergrößertem Zellkern. Nach v. GUTTENBERG. *b* Riesenzellen aus einer Älchengalle (*Heterodera radicicola* auf *Coleus*) mit zahlreichen Zellkernen. *P* Perikambium, *E* Endodermis. Nach NĚMEC.

können, während benachbarte Mesophyllanteile zunächst oder dauernd von derartigen Veränderungen ausgeschlossen bleiben.

Über das Differenzierungsschicksal der durch abnorm gesteigertes Wachstum entstandenen Zellen und Zellengenerationen wird später noch eingehend zu sprechen sein. An dieser Stelle sei nur auf die Ausgestaltung derjenigen Zellen hingewiesen, die durch abnormes Wachstum zustande kommen und dauernd ungeteilt bleiben.

Die Membranen nehmen bei den nur durch Streckungswachstum zustandekommenden Zellenhypertrophien an Dicke ganz merklich ab (Rinden-

und Lentizellenwucherungen u. ähnl.) und verdicken sich auch in späteren Stadien der Entwicklung nicht mehr. Enthalten die Zellen reichliche Plasmamengen, so können auch die Membranen an Dicke gewinnen. Dickwandige Riesenzellen sind aus den Älchengallen bekannt[1]), sehr dickwandig werden die Haare mancher Filzgallen (Fig. 114), deren Membranen auch reichliche Tüpfelung annehmen können. Hypertrophien mit trachealer Verdickung der Wände haben wir bei Besprechung der Wundgewebe (Fig. 28 und 44), solche mit steinzellenartigem Charakter bei Besprechung der Thyllen kennen gelernt (Fig. 43).

Die Kerne sind in plasmaarmen Zellen, wie schon erwähnt wurde, substanzarm und zu Degenerationserscheinungen geneigt, von welchen später noch im Zusammenhang die Rede sein wird. Große plasmareiche Zellen enthalten oft auch abnorm große Zellenkerne. Die Hypertrophien, die *Synchytrium mercurialis* auf *Mercurialis perennis* erzeugt, enthalten je einen Zellkern mit einem Durchmesser von 50—60 μ, dessen Volumen das 250fache des normalen betragen kann[2]). Diese großen Zellkerne, die dem Parasiten unmittelbar anliegen, sind von reich verzweigten Kanalsystemen durchzogen; jeder der Kerne hat ein solches System, dessen Mündung auf der dem Parasiten zugewandten Seite liegt. Befinden sich ausnahmsweise zwei Parasiten in einer Wirtszelle, so weist ihr Kern zwei Kanalsysteme auf[3]).

Die Chromatophoren erfahren bei der Hypertrophie im allgemeinen nur einen bescheidenen Grad der Entwicklung oder gehen sogar zurück. Erineumgallen mit reichlichen, aber schwach gefärbten und — infolge der Größe der Zelle — weit auseinander gerückten Chloroplasten sind zwar bekannt; in den meisten Fällen sehen wir aber den Chloroplastenapparat auch dann unentwickelt bleiben oder stark zurückgehen, wenn reichliche Nährstoffmengen in den betreffenden Zellen erkennbar sind (Grundgewebshypertrophien nach Galleninfektion, vgl. Fig. 87). Entwickelt sich das grüne Mesophyll der Blätter zu Intumeszenzen, so kann ihr Chloroplastengehalt total schwinden. —

Schließlich wäre noch die Frage aufzuwerfen, ob auch in Zellen, die als Ganzes keine Wachstumsanomalien erkennen lassen, namentlich auch keine abnormen Volumenzunahme erfahren, ihre Inhaltskörper wie Zellkerne und Chromatophoren Wachstumsanomalien aufweisen können. Die zytologische Literatur berichtet in der Tat über Fälle, in welchen Zellenkerne abnorme „amöboide" Gestalt annehmen und sich ansehnlich vergrößern; was die Chromatophoren betrifft, so darf an dieser Stelle vielleicht auf die verzweigten Chlorophyllbänder der Konjugaten aufmerksam gemacht werden[4]).

---

1) Němec, a. a. O. 1910, 151 ff.

2) v. Guttenberg, Zytologische Studien an *Synchytrium*-Gallen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1909, **46**, 453).

3) Ähnliche Kernverhältnisse treten nach Bally (Zytologische Studien an Chytridineen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1912, **50**, 95) auch in den von *Plasmodiophora brassicae* bewohnten Zellen der Kohlwurzeln auf.

4) Kasanowsky, Die Chlorophyllbänder und Verzweigung derselben bei *Spirogyra Nawaschini* (sp. nov.) (Ber. d. D. bot. Ges. 1913, **31**, 55); vgl. auch Pascher, Über auffallende Rhizoid- und Zweigbildungen bei einer *Mougeotia*-Art (Flora 1907, **97**, 107); bei den von Pascher studierten Fällen gehen die Formanomalien der Chromatophoren Hand in Hand mit den der Zelle, bei den von Kasanowsky studierten sind sie von solchen unabhängig.

Daß Vorgänge lokalisierten Membrandickenwachstumes unter abnormen Bedingungen sich an anderen Teilen der Zelle abspielen als unter normalen Umständen, scheint selten zu sein. Bei Durchsicht sehr zahlreicher Blattpräparate von *Ficus elastica* fand ich nur einmal einen Zystolithen, der an der Seitenwand seiner Lithozyste angeheftet war. —

c) Gleitendes Wachstum.

Zum Schluß wird das Verhältnis wachsender Zellen zu ihrer Nachbarschaft zu prüfen sein.

Im allgemeinen schieben wachsende Zellen ihre Umgebung vor sich her, so daß das Wachstum jener auf den Zusammenhang und den Verband der sie umgebenden oder der ihnen benachbarten Zellen ohne wesentlichen Einfluß bleibt. Von gleitendem Wachstum wird gesprochen, wenn wachsende Zellen zwischen ihre Nachbarinnen mehr oder weniger weit sich vorschieben, indem beim Wachstum ihre Oberflächen aufeinander „gleiten".

Daß diese Form des Wachstums bei der normalen Histogenese prosenchymatischer Gewebe eine wichtige Rolle spielt und einen weit verbreiteten Vorgang darstellt, hat Krabbe gezeigt. Dasselbe Gleiten wachsender Zellen findet nun auch während der Ausbildung pathologisch beeinflußter prosenchymatischer Gewebe statt. Neeff hat unlängst das gleitende Wachstum der nach Dekapitation in der Nähe von Seitenastansatzstellen tätigen Kambiumzellen studiert (s. o. S. 92); die Vorgänge und Leistungen des Gleitens, welches kambiale Elemente sogar durch das Gewebe der Markstrahlen hindurchführen kann, gleichen durchaus den normalen[1]).

Noch eingehender Prüfung wert ist die Frage, ob gleitendes Wachstum unter abnormen Verhältnissen auch an Zellen und Geweben auftreten kann, welche normalerweise solches nicht erfahren, und ob jenes Formen annehmen kann, die wir von der Histogenese normaler Gewebe her nicht kennen.

Fälle dieser Art kommen in der Tat vor. Vor allem sind hier die von Vöchting studierten verzweigten „Idioblasten" zu nennen, die wir vorhin bereits bei Behandlung eng lokalisierter Membranwachstumsprozesse zu nennen hatten (Fig. 154 und 155); die spitzen, wurmähnlichen oder stilettförmigen Anhängsel der ursprünglich isodiametrischen Zellen oder die seitlichen Verzweigungen faserartiger Elemente wachsen offenbar „gleitend" in ihrer Nachbarschaft vorwärts. „Oft gleichen sie völlig — nach Vöchtings Worten — derbwandigen Hyphen, die gewissermaßen im Gewebe hinkriechen"[2]).

P. Magnus[3]) beschreibt die Galle von *Urophlyctis leproides* (auf *Beta vulgaris*), die dadurch ausgezeichnet ist, daß hier die abnorm vergrößerte, vom Parasiten bewohnte Zelle sich verzweigt und ihre Zweige in

---

1) Vgl. Klinken, Über das gleitende Wachstum der Initialen im Kambium der Koniferen und der Markstrahlverlauf in ihrer sekundären Rinde (Bibl. bot. 1914, **84**); Neeff, Über Zellumlagerung. Ein Beitrag zur experimentellen Anatomie (Zeitschr. f. Bot. 1914, **6**, 465).

2) Vöchting, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers (1908, 191, 192, 236 u. a.).

3) Magnus, P., On some species of the genus *Urophlyctis* (Ann. of bot. 1897, **41**, 87).

das normal gebliebene Nachbargewebe schiebt. Fig. 160 veranschaulicht, in welcher Weise die Wirtszellen das Gewebe durchwuchern. Erneute Untersuchung dieses merkwürdigen Falles wäre willkommen.

Wenn gleitendes Wachstum eine Zelle oder einen Zellenkomplex seine Nachbarschaft so durchwuchern läßt, wie es P. MAGNUS' Abbildung für den eben geschilderten Fall dartut, liegt der Vergleich mit denjenigen Fällen pathologischen Wachstums nahe, das die malignen Neubildungen des Tier- und Menschenkörpers kennzeichnet und infiltrierendes genannt wird. Als infiltrierend kann man das Wachstum der ungegliederten Milch-

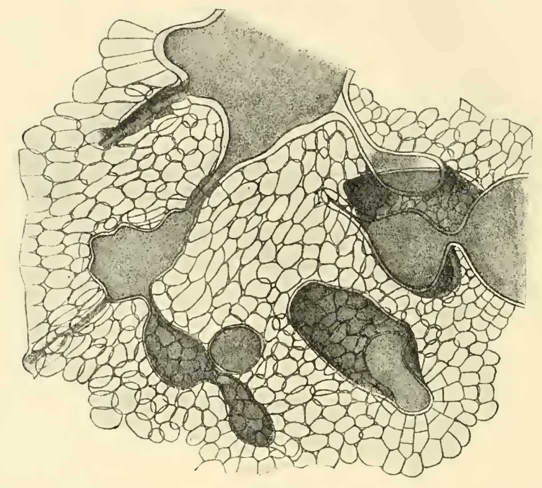


Fig. 160.
Gleitendes (infiltrierendes) Wachstum. Die von *Urophlyctis leproides* infizierten Zellen des Wirtes (*Beta vulgaris*) wachsen „gleitend" in das Nachbargewebe hinein. Nach P. MAGNUS.

röhren, das Wachstum mancher Embryosackhaustorien, der verzweigten Spikularzellen u. a. mit demselben Recht bezeichnen, wie das der erwähnten *Urophlyctis*-Gallen.

Daß ganze Gewebemassen „infiltrierend" in einem vegetabilischen Organismus sich verteilen wie maligne Neubildungen im Tierkörper, ist offenbar ein seltener Fall. Das Ausbleiben dieser charakteristischen Wachstumsweise gehört zu den wichtigsten Merkmalen, durch welche sich histogenetisch die Neubildungen der Pflanzenkörpers von den malignen des tierischen, mit welchem sie oft genug recht kritiklos verglichen worden sind, deutlich unterscheiden[1]. Jedoch hat vor wenigen Jahren JENSEN[2] auch „echte Geschwülste" bei Pflanzen zu finden geglaubt und als

1) Vgl. KÜSTER, Vergleichende Betrachtungen über die abnormalen Gewebe der Tiere und Pflanzen (M. Med. Wochenschr. 1904, 46); ferner THOMAS, Le cancer chez les animaux et chez les vég. (Rév. gén. de bot. 1909, **21**, 241).

2) JENSEN, C. O., Von echten Geschwülsten bei Pflanzen (Rapport II. confér. internat. pour l'étude du cancer, Paris, 24); vgl. auch SPISAR, Über die Kropfbildung bei der Zuckerrübe (Zeitschr. f. Zuckerindustrie Böhmen 1910, **34**, 629).

solche die längst bekannten Rübenkröpfe beschrieben. Diese Kröpfe stellen oft erstaunlich umfangreiche Gewebemassen dar, die an den verschiedensten Teilen der Rübe erscheinen und das Wachstum der normalen Anteile aufhalten können, indem sie selbst immer mehr sich vergrößern und mit ihrem Volumen und Gewicht das des normal gebliebenen Mutterbodens um ein Vielfaches übertreffen[1]) (vgl. Fig. 161 und 162). Mit den malignen Neubildungen der Tiere haben die Kröpfe der Rüben die Übertragbarkeit auf dem Wege der Pfropfung und die Befähigung zu infiltrierendem Wachstum ihrer Gewebe gemeinsam. Namentlich, wenn Mutterboden und Transplantat farbig verschiedenartigen Rüben angehören, läßt sich, wie Jensen beschreibt, die „Infiltration“ der ersteren in das Gewebe der letzteren gut verfolgen.



Fig. 161.
Rübenkropf der Zuckerrübe. Verkleinerte Wiedergabe der kranken Wurzel.

Botanischerseits liegen bisher noch keine Mitteilungen über die gleitende Verbreitung pathologischer Gewebe vor. Ich habe mich in den letzten Jahren wiederholt bemüht, brauchbares Rübenkropfmaterial zur Bearbeitung zu erhalten und durch zahlreiche eigene Transplantationsversuche Jensens Resultate zu bestätigen. Nicht in einem einzigen Falle sah ich aber bisher nach der Transplantation Kropfbildung eintreten; selbst bei langfristigen Versuchen, die ich erst 9 Monate nach der Transplantation untersuchte, konnte ich dergleichen nicht entdecken. Vielmehr blieb das Wachstum der transplantierten Kropfgewebstücke bei allen bisherigen Versuchen[2]) sehr bescheiden. Trotzdem war aber das von Jensen beschriebene wuchernde Vorwärtsschieben des Kropfgewebes erkennbar; Fig. 163 zeigt einen Querschnitt durch eine meiner Versuchsrüben, bei welcher weißes Kropfmaterial auf anthozyanhaltige Unterlage aufgetragen worden war[3]): in der Photographie sind der rote und der anthozyanfreie Gewebsanteil hinreichend deutlich voneinander zu unterscheiden, und es ist zu erkennen, daß das Kropfgewebe gegen das normale vor-

1) Vgl. z. B. Fallada, Über die im Jahre 1910 beobachteten Schädiger und Krankheiten der Zuckerrübe (Mitt. chem.-techn. Versuchsstat. Zentralver. f. d. Rübenzuckerindustrie Österr. u. Ungarns 1911, sér. 4, No. 21, 22).

2) Meine Versuche sind noch nicht abgeschlossen.

3) Die Form, in der ich Rübengewebe beiderlei Art miteinander in Kontakt brachte, wurde vielfach variiert — ohne Einfluß auf das Ergebnis des Versuchs.

wächst, und die Kontaktfläche allerhand Bogen beschreibt; am deutlichsten spricht für die Infiltration des Mutterbodens das in Fig. 163 (rechts unten) sichtbare kreisrunde, aus weißem Kropfgewebe gebildete Feld, das inmitten des normalen roten Rübengewebes liegt. An anderen Stellen fand ich tangentiale Spalten im Gewebe des Mutterbodens, welche das proliferierende Kropfmaterial gefüllt hatte u. ähnl. m.

Die Ätiologie des Rübenkropfes ist noch sehr umstritten; selbst über den parasitären oder nicht-parasitären Ursprung der Wucherungen gehen die Meinungen auseinander.

Für die Gewebe einer Bakteriengalle hat SMITH[1]) vor kurzem die Fähigkeit zu infiltrierendem Wachstum in Anspruch genommen. Es handelt



Fig. 162.
Rübenkropf. Querschnitt durch die Wurzel in natürlicher Größe; der normale Anteil der Wurzel wird auf letzterem an den konzentrisch gestellten Kambien erkannt.

sich um die Wucherungen, welche *Bacterium tumefaciens* an *Chrysanthemum frutescens* und anderen Wirtspflanzen hervorruft. An der Impfstelle, an welcher man Bakterienmaterial in das Achsengewebe eingetragen hat, entstehen „primäre" und bald darauf nicht weit von ihnen „sekundäre" Gallen, die nach SMITH durch Stränge abnormen Gewebes miteinander verbunden sind (tumor strands). Nach SMITH ist es das Gewebe der primären Galle, welches strangförmig im Wirte vorwärts wächst und die sekundären

1) SMITH, E. F., Crown galls on plants (Phytopathology 1911, **1**, 7); The struct. and developm. of crown gall. A plant cancer (U. S. Departm. of Agric., Bur. of Pl.-Ind., Bull. No. 225, Washington 1912); Pflanzenkrebs versus Menschenkrebs (Zentralbl. f. Bakt. Abt. II 1912, **34**, 394).

Gallen erzeugt. Auch auf weite Entfernungen hin sei eine solche Wachstums bewegung des abnormen Gewebes möglich, das sogar von der Achse bis in die Blätter sich verbreiten und hier zur Entstehung von Gallen führen kann, die aus eingewandertem Achsengewebe bestehen. Solche Gallen haben ganz andere Struktur als autochthone Blattgallen, die nach unmittelbarer Infektion des Blattgewebes entstanden sind. Letztere bestehen aus Parenchym; die von der Achse sich herleiten, werden an ihrer achsen- und stelenartigen Struktur erkannt (Fig. 164).

Ein zwingender Nachweis der Abstammung des Gewebes sekundärer Blattgallen von fern liegenden Impfstellen der Achse und überhaupt der

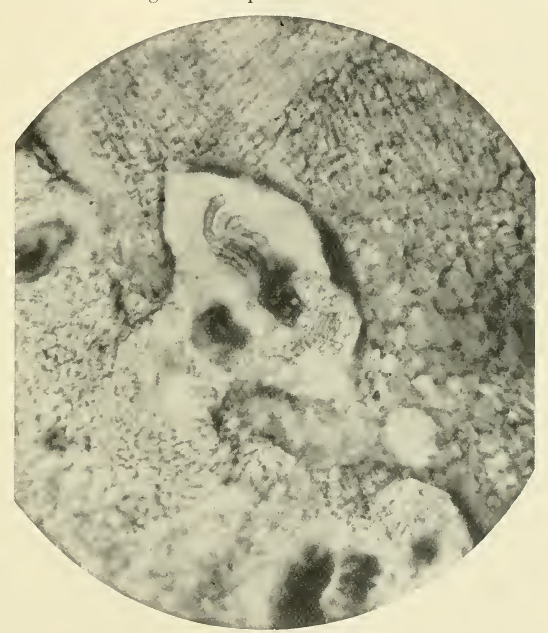


Fig. 163.
Infiltrierendes Wachstum nach Transplantation. Anthozyanfreies Gewebe des Rübenkropfes neben anthozyanhaltigem, normalem der Unterlage.

Befähigung des Gallengewebes zu infiltrierendem Wachstum ist m. E. von Smith bisher nicht erbracht worden; es ließe sich vielmehr auch an die Möglichkeit denken, daß die gallenerzeugenden Organismen durch das Gewebe des Wirtes wandern, und der tumor strand wie die sekundären Gallen die Reaktionen auf die Wirkungen der sich mehr und mehr verbreitenden Bakterien darstellen. Auf keinen Fall wäre es zulässig, von der Achsenstruktur der an Blättern gefundenen Gallen auf die Provenienz des sie aufbauenden Gewebes zu schließen, da auch Zellenmaterial der Blätter unzweifelhaft zu stammähnlich gebauten Gewebekörpern heranwachsen

kann, und überhaupt bei Gallen eine weitgehende histologische Übereinstimmung mit Achsen gar nichts Seltenes ist[1]).. Der von SMITH ins Feld



Fig. 164.
Gallen mit vermeintlich infiltrierendem Wachstum (*Bacillus tumefaciens* auf *Chrysanthemum frutescens*); unten eine sekundäre Galle mit Achsenstruktur. Nach SMITH.

1) KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 298; Über die Gallen der Pflanzen (Fortschr. d. naturwiss. Forschung 1913, **8**, 158).

geführte Unterschied zwischen primären und sekundären Blattgallen ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß bei diesen und jenen verschiedenartige Gewebe die Gallen liefern, — bei den primären das Grundgewebe, bei den sekundären die Leitbündel. —

Das gleitende Wachstum der bereits wiederholt erwähnten seltsamen Idioblasten gab offenbar einen der Gründe ab, welche VÖCHTING[1]) veranlaßten, die an geköpften, am Blühen verhinderten Pflanzen entstehenden Gewebemassen als Tumoren zu bezeichnen.

4. Teilungsanomalien.

Die Umstände, um derentwegen Teilungen der Pflanzenzellen uns abnorm erscheinen können, sind sehr verschieden: entweder es handelt sich um Zellen, welche zwar auch normalerweise Teilung erfahren hätten, unter den abnormen Verhältnissen aber sich in anderer Weise teilen als sonst geschehen wäre, indem die Querwände in anderer Richtung an die Membran der Mutterzelle sich ansetzen als beim normalen Verlauf der Ontogenese, und die Form der Tochterzellen durch die Lage der Querwand abnorm wird — oder indem der Modus des Wandbildungsprozesses in seinen Einzelheiten anders verläuft als sonst, oder andere qualitative Anomalien sich bemerkbar machen. Erfahren andererseits diejenigen Zellen eine Teilung, die normalerweise sich nicht mehr geteilt hätten, wird also die Zahl der Zellen eine abnorm hohe, so können wir von quantitativen Teilungsanomalien sprechen. Fast immer geht solchen Teilungen Wachstum der betreffenden Zelle voraus — oft sogar sehr ergiebiges; andererseits kann auch solches Wachstum ausbleiben, so daß abnorm kleine Zellen entstehen. In allen Fällen, in welchen abnorme Zellenvermehrung eintritt, wollen wir im Anschluß an die von VIRCHOW gegebene Terminologie[2]) von Hyperplasie sprechen.

a) Qualitative Teilungsanomalien.

Qualitative Teilungsanomalien, die durch „schief" liegende Querwände charakterisiert werden, sind eine sehr häufige Erscheinung. Normalerweise gehorchen, wie bekannt, neu entstehende Querwände dem „Gesetz der rechtwinkligen Schneidung", indem sie sich — HOFMEISTER und SACHS haben sich zuerst mit diesen Beobachtungen beschäftigt[3]) — unter rechtem Winkel an die Membran der Mutterzelle ansetzen; Ausnahmen sind aber nicht allzuselten; bei der Durchsicht von Geweben, deren Zellwände im allgemeinen der Regel folgen, findet man hier und da auch Zellenwände, die mehr oder minder „schief" orientiert sind. Das gilt sowohl für abnorme Gewebe, wie manche hyperhydrische oder die Gewebe des Kallus, als auch für diejenigen, die in Habitus und Struktur sich durchaus normal zeigen; besonders deutlich sind derartige Abweichungen zuweilen an normal ge-

1) VÖCHTING, a. a. O. 1908, 236.

2) VIRCHOW, Zellularpathologie 1858, 58.

3) HOFMEISTER, Zusätze und Berichte zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwicklung höherer Kryptogamen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, **3**, 259); Lehre von der Pflanzenzelle (Handb. d. phys. Bot. 1867, **1**); SACHS, Gesammelte Abhandlungen, Leipzig 1893, XXXIX u. XL. Literatur bei KÜSTER, Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie (Progr. rei bot. 1908, **2**, 496 ff.).

formten Haaren zu beobachten[1]). Bei *Tradescantia discolor* erfolgt zuweilen die Teilung sogar parallel zur Längsachse der Haare.

Der Bildung jeder schiefen Querwand geht naturgemäß Schiefstellung der Kernspindel voraus; im allgemeinen jedoch folgt der Bildung schiefgestellter Kernspindeln während der späteren Stadien der Kinese eine Korrektur, indem sich die Platte aus ihrer abnormen Lage senkrecht zur Mutterzellwand einstellt[2]).

Die Faktoren, welche zu einer bleibenden Schiefstellung der karyokinetischen Figur und der Kernplatte führen oder unter Beibehaltung der normalen Achsenrichtung irgendeine Verlagerung der Teilungsspindel im Zellenlumen veranlassen können, sind sehr verschiedene.

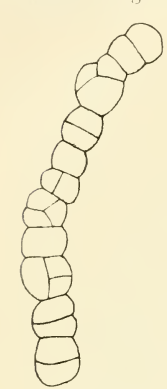


Fig. 165. Teilungsanomalien. Abnorm orientierte Zellteilungen bei *Hormidium nitens* nach Behandlung mit Kongorot. Nach Klebs.

Am leichtesten zu übersehen ist der kausale Zusammenhang, wenn die geschilderten Teilungsanomalien durch unmittelbar translozierend wirkende mechanische Faktoren zustande kommen.

Kny hat gezeigt, daß man in der Tat durch mechanischen auf das Gewebe ausgeübten Druck die Lage der Querwände in sich teilenden Zellen unmittelbar beeinflussen kann[3]). Schiefgestellte Wände fand Andrews[4]) in den Staubfadenhaaren der *Tradescantia virginica* nach Zentrifugenbehandlung.

Vielleicht liegen den genannten in mancher Hinsicht vergleichbare mechanische Wirkungen in denjenigen Fällen vor, in welchen nach Behinderung des Membranflächenwachstums die Zellen sich unregelmäßig septieren: Fig. 165 zeigt einen Faden von *Hormidium nitens*, dessen Zellen sich nach Behandlung mit Kongorot in den verschiedensten Richtungen geteilt haben, während unter normalen Verhältnissen die Zellenteilungen sämtlich in derselben Richtung erfolgen; Klebs bringt bereits die Anomalie der Teilungen in ursächlichen Zusammenhang mit der Unfähigkeit kongorotgefärbter Membranen zum Flächenwachstum[5]).

---

1) Weitere Beispiele bei Vöchting, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers 1908, 14. Shibata beobachtete schiefe Teilungen in dem experimentell hervorgerufenen „parthenogenetischen" Endosperm von *Monotropa uniflora* (Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei *M.* Biol. Zentralbl. 1902, **22**, 705) u. dgl. m. Über „dachförmig" gestellte Scheidewände vgl. Němec, Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw. 1910, 39. Vgl. auch Klebs' Beobachtungen an *Oedogonium* (Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen 1896, 288).

2) Vgl. Giesenhagen, Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche. Stuttgart 1905; Die Richtung der Teilungswand in Pflanzenzellen (Flora 1909, **99**, 355); Habermehl, Die mechanischen Ursachen für die regelmäßige Anordnung der Teilungswände in Pflanzenzellen. Dissertation techn., München 1909.

3) Kny, Über den Einfluß von Druck und Zug auf die Richtung der Scheidewand in sich teilenden Pflanzenzellen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, **37**, 55); dort weitere Literaturangaben.

4) Andrews, Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, **56**, 221).

5) Klebs, Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896, 338.

Raciborski[1]) beobachtete an *Basidiobolus ranarum*, daß bei steigender Konzentration der Nährlösung die Richtung der Querwände sich mehr und mehr verschiebt und schließlich senkrecht zu der normalen Richtung stehen kann. Ähnliches beobachtete Schostakowitsch[2]), der unter der Einwirkung hoher Temperatur das Mycel von *Dematium pullulans* in Form kleiner Gewebekörper sich entwickeln sah.

In „normal" sich betätigenden zweischneidigen Lebermoosscheitelzellen wechselt die Richtung der nacheinander entstehenden Querwände rhythmisch; daß plötzlich dieser Rhythmus aufgehoben und durch Teilungen gleicher Orientierung einreihige Zellenfäden entstehen können, lehrt Fig. 166[3]). Vermutlich handelt es sich hierbei um die Reaktion der Pflanze auf schädigende Einflüsse.

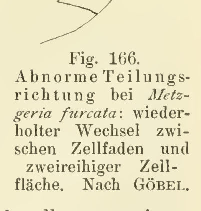


Fig. 166. Abnorme Teilungsrichtung bei *Metzgeria furcata*: wiederholter Wechsel zwischen Zellfaden und zweireihiger Zellfläche. Nach Göbel.

Mit einer außerordentlich formenreichen Kategorie abnormer Zellenteilungen hat Němec bekannt gemacht. Dieser behandelte wachsende Wurzelspitzen mit verdünnter Chloralhydratlösung; nach der „Chloralisierung" machten sich allerhand Teilungsanomalien bemerkbar, von welchen sogleich noch zu sprechen sein wird. —

Die Versuche Němecs[4]) vermitteln uns den Übergang zu einer weiteren Form der Teilungsanomalien; während bei den bisher besprochenen die neue Querwand in der einen oder anderen Weise abnorm orientiert ist, ist in anderen Fällen die abnorme Verteilung des Zelleninhalts das auffälligste Symptom der Teilungsanomalie.

Die Verteilung des Inhalts auf die beiden neuen Zellen erfolgt im einfachsten Fall derart, daß beide Tochterzellen ungefähr gleich groß ausfallen. Durch abnorme Existenzbedingungen kann dieser Modus gestört werden. Daß ungleich große Tochterzellen entstehen, beobachtete z. B. Klebs an *Oedogonium*-Fäden, deren Zellen in Zuckerlösungen meist ohne vorhergehende Bildung des bekannten Zelluloseringes sich teilten[5]). Mottier erzielte Teilungen in ungleich große Tochterzellen, indem er den Inhalt der *Cladophora*-Zellen durch Zentrifugenbehandlung an einem der beiden Zellenpole sich anhäufen ließ: die nachfolgende Teilung der Zellen erfolgte nicht in der Mitte, vielmehr zeigte sich die Querwand nach dem substanzreichen Pol der Zellen hin verschoben[6]).

1) Raciborski, Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des *Basidiobolus ranarum* (Flora 1896, **82**, 113).

2) Schostakowitsch, Über die Bedingungen der Konidienbildung bei Rußtaupilzen (Flora 1895, **81**, 376).

3) Göbel, Archegoniatenstudien VIII (Flora 1898, **85**, 69).

4) Němec, Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **39**, 645). Das Problem des Befruchtungsvorganges usw. 1910, 11 ff.; dort weitere Literaturangaben.

5) Klebs, a. a. O. 1896, 288.

6) Mottier, The effect of centrif. force upon the cell (Ann. of bot. 1899, **13**, 325).

Ähnliche Beobachtungen an *Spirogyra* hat NATHANSOHN[1]) (nach Ätherbehandlung) gesammelt (Fig. 167); Abtrennung abnorm kleiner Tochterindividuen an Trypanosomen (nach Zusatz sehr geringer Mengen Säure) hat PROWAZEK[2]) beschrieben.

Besonders sinnfällig werden die Folgen inäqualer Zellteilungen dann, wenn die Verteilung leicht wahrnehmbarer Inhaltskörper, wie der Zellkerne oder der Chromatophoren vom Normalen abweicht.

Des zellenphysiologischen Interesses wegen hat die Frage, ob auf dem Wege experimentell erzeugbarer qualitativ-inäqualer Zellteilung auch kernlose Zellen, wie sie bei Konjugatenfäden gelegentlich auch in der Natur gefunden werden, ohne daß gewaltsame Eingriffe auf die Zellen gewirkt hätten, zustande kommen können, bereits wiederholte Bearbeitung erfahren.

GERASSIMOFF fand, daß in den Zellen der Spirogyren die Lage des Zellkerns zwar die Lage der künftigen Querwand bestimmt, und daß die Bildung der letzteren beginnt, wenn der Teilungsprozeß des Zellkerns angefangen hat. Durch Anwendung niedriger Temperaturen oder durch Behandlung mit anästhetischen Mitteln (Äther u. dgl.) gelingt es nun, den sich teilenden Zellkern derart zu verschieben, daß nach Fertigstellung der Querwand beide Tochterkerne in derselben Tochterzelle liegen, und die andere kernlos bleibt[3]); Fig. 167 zeigt zugleich, daß die Tochterzellen auch hinsichtlich ihres Rauminhaltes sehr ungleich sein können.

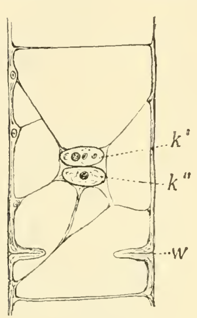


Fig. 167.
Teilungsanomalie. *Spirogyra* - Zelle nach Ätherisierung, *w* die noch unfertige Querwand, k_1 und k_2 die beiden Tochterkerne. Nach NATHANSOHN.

Inäquale Teilungen von großer Mannigfaltigkeit hat WISSELINGH beschrieben[4]). Er zentrifugierte *Spirogyra*-Zellen und sah, daß die dadurch veranlaßten Massenverlagerungen auf die Verteilung des Zelleninhalts bei den nächstfolgenden Teilungen unmittelbar und mittelbar den größten Einfluß gewinnen können; das Stadium, in welchem der Kernteilungsprozeß zur Zeit der Zentrifugenbehandlung sich befindet, bestimmt in hohem Maße das Resultat der nächsten Zellteilungen; WISSELINGH sah, „wenn das Zentrifugieren während der Karyokinese eintrat, oder wenn dieselbe bald nach dem Zentrifugieren stattfand, daß neben kernlosen Zellen zweikernige entstanden. Wenn die Teilung später eintrat, bildeten sich gewöhnlich zwei unvollkommene Querwände, und wenn sie noch später stattfand, bildeten sich oft zwei Kerne ungleicher Größe mit einer verschieden großen Chromatophorenmasse“. Auch vollständig chloroplastenfreie Zellen konnte

1) NATHANSOHN, Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilungen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **35**, 48).

2) v. PROWAZEK, Einfluß von Säurelösungen niedrigster Konzentration auf die Zell- und Kernteilung (Arch. f. Entwicklungsmechanik 1908, **25**, 643).

3) GERASSIMOFF, Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle (Bull. Soc. imp. Naturalistes de Moscou 1901, No. I u. II); Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse (Zeitschr. f. allg. Phys. 1902, **1**, 220); Über die kernlosen und die einen Überschuß an Kernmasse enthaltenden Zellen bei *Zygnema* (Hedwigia 1905, **44**, 50) u. a.; NATHANSOHN, a. a. O. 1900, 48).

4) v. WISSELINGH, Zur Physiologie der *Spirogyra*-Zelle (Beih. z. bot. Zentralbl., Abt. I 1908, **24**, 135); Über den Nachweis des Gerbstoffes in den Pflanzen und über seine physiologische Bedeutung (Beih. z. bot. Zentralbl. 1915, Abt. I, **32**, 155, 209 ff.).

WISSELINGH erzielen. — Die verschiedenen Teilungsanomalien, die der Kernteilung folgen, führen, wie WISSELINGH ferner zeigte, auch bei den später noch folgenden Teilungsschritten zu allerhand Abnormitäten; so z. B. folgt der Bildung einer unvollkommenen, in ihrem Foramen den vergrößerten Zellkern umfassenden Querwand fast immer eine Teilung, bei der gleichzeitig zwei Querwände entstehen[1]).

Nach TERNETZ entstehen chromatophorenfreie Euglenen dadurch, daß bei der Teilung monoplastischer oder chloroplastenarmer Individuen eine der beiden Tochterzellen leer ausgeht [2]).

Schließlich sei nochmals auf NĚMEC verwiesen [3]). Die von ihm durch Chloralhydratbehandlung hervorgerufenen Teilungsanomalien lassen, wie Fig. 168 andeutet, große Tochterzellen neben ganz kleinen, normal gestaltete neben uhrglasförmig herausgeschnittenen, unvollkommene Querwände neben vollkommenen in merkwürdig reicher Mannigfaltigkeit entstehen; nicht nur die Masse des gesamten Zellinhalts, sondern auch die auf die Tochterzellen sich verteilende Kernsubstanz kann außerordentlich ungleich ausfallen.

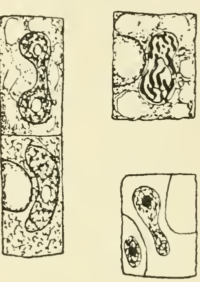


Fig. 168. Teilungsanomalien. Abnorme Zell- und Kernformen aus den Wurzelspitzen von *Vicia faba* nach Chloralhydratbehandlung. Nach NĚMEC.

Handelt es sich um Teilungen, welche normalerweise mehr oder minder deutlich verschiedene, an Masse und Qualität des Inhalts einander ungleiche Tochterzellen trennt, so kann durch schädigende Einflüsse das Zustandekommen dieser Mannigfaltigkeit inhibiert werden, und ein Paar gleicher oder nahezu gleicher Zellen entstehen. NĚMEC beobachtete, daß Pollenkörner (*Larix decidua*) nach Behandlung mit Chloroform abnormerweise sich in zwei gleiche Zellen teilen können[4]).

Schließlich wäre noch die Möglichkeit zu erörtern, daß die bei der abnormen Teilung entstehenden Tochterzellen sich voneinander zwar ebenso unterscheiden, wie die normal entstandenen, aber ihre Lage zu einander von der normalen abweicht. Wie seit STRASBURGER bekannt, entstehen bei den Blättern vieler Monokotyledonen die Spaltöffnungsmutterzellen am apikalen Pol der sich teilenden Epidermiszellen. MIEHE[5]) ist es gelungen, diese „Polarität" umzukehren, derart, daß am basalen Ende der Epidermiszellen die Spaltöffnungsmutterzellen entstanden. Teilungen dieser Art, welche MIEHE am einfachsten dadurch erhielt, daß er durch Zentrifugenbehandlung den Zellenkern gewaltsam an das basale Ende der Epidermiszellen schleuderte und dieses zum Schauplatz des Kernteilungsprozesses machte, — sind abnorm insofern, als die Trennung ungleich großer und ungleich veranlagter Zellen im entgegengesetzten Sinne erfolgt als bei ungestörter Entwicklung.

1) WISSELINGH, a. a. O. 1908, 163. Auf die zahlreichen anderen von WISSELINGH beschriebenen Anomalien kann hier im einzelnen nicht eingegangen werden.

2) TERNETZ, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1912, **51**, 435, 499).

3) NĚMEC, a. a. O. 1912.

4) NĚMEC, a. a. O. 1910, 211.

5) MIEHE, Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes (Flora 1901, **88**, 105).

Teilungsanomalien, die sich in abnorm verlaufenden Karyokinesen oder in abnormen Teilungen der Chromatophoren aussprechen, sollen hier nur ganz kurz zur Behandlung kommen, da zytologische Fragen außerhalb unseres Stoffgebietes liegen. Um eine pathologische Zytologie mit Erfolg bearbeiten zu können, liegen bisher noch bei weitem nicht genügende Erfahrungen vor.

Die Mehrzahl der in der Literatur vorliegenden Beiträge beziehen sich auf Teilungsanomalien des Kernes; deswegen sei hier mit einigen Zeilen auf diese eingegangen.

Amitosen sehen wir in alternden Zellen, welchen keine Teilung mehr bevorsteht, die typische Karyokinese ersetzen. Bei der Unmöglichkeit, bei Pflanzen zwischen „physiologischen" Alterserscheinungen und typisch-pathologischen Prozessen eine scharfe Grenze zu finden, muß auch der in alten Internodien von *Tradescantia*, in den langen Gliederzellen der Charazeen, den Tapetenzellen der Antheren, in den Antipoden mancher Familien (z. B. Ranunkulazeen) u. a. Zellen auftretenden Amitosen hier gedacht sein. STRASBURGER [1]) hat die Meinung vertreten, daß die amitotisch sich teilenden Kerne der Charen usw. zwar durchaus lebenskräftige Gebilde seien; Linin und Nukleolussubstanz nehmen nach ihm in den zur Amitose sich anschickenden Kernen zu, das Chromatin aber erfahre keine entsprechende Vermehrung.

Wiederholt hat man nach abnormen Kinesen und nach Amitosen in den Zellen abnormer Gewebe gesucht. Nach TISCHLER finden sich Amitosen in den vielkernigen Zellen (Fig. 159 *b*), die in Älchengallen zu enormer Größe heranwachsen können, — auch hier also in Zellen, welche keine Teilungen mehr erfahren [2]).

Die Bemühungen, Amitosen in meristematischen Zellen — gleichsam als Ersatz für die normale Karyokinese — nachzuweisen, sind bisher erfolglos geblieben; weder nach Trauma [Kallusgewebe [3])] noch in den von GERASSIMOFF und NATHANSOHN unter den Einfluß niedriger Temperaturen oder anästhetischer Mittel gebrachten Zellen [4]) sind Amitosen, die manche Autoren zu sehen glaubten, mit Sicherheit festzustellen gewesen. Daß man wiederholt Amitosen zu finden gemeint hat, hängt offenbar damit zusammen, daß in den Zellen abnormer Gewebe die Karyokinesen keineswegs immer normal ablaufen, und dabei zuweilen amitosenähnliche Bilder („Pseudoamitosen") zustande kommen.

---

1) STRASBURGER, Über Charazeen und Amitose (Festschr. f. WIESNER 1908, 24; dort auch weitere Literaturangaben).

2) TISCHLER, Über *Heterodera*-Gallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* L. (Ber. d. D. bot. Ges. 1901, **19** [95]).

3) Vgl. MASSART, La cicatrisation chez les végétaux (Mém. cour. Acad. Belgique et autr. mém. 1898, **57**, 44); NATHANSOHN, Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **35**, 48); SCHÜRHOFF, Das Verhalten des Kerns im Wundgewebe (Beih. z. bot. Zentralbl. 1906, **19**, 359); NĚMEC, Studien über Regeneration, Berlin 1905; OLUFSEN, Untersuchungen über Wundperidermbildung bei Kartoffelknollen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1903, **15**, 269).

4) GERASSIMOFF s. o. S. 268; NATHANSOHN, a. a. O. 1900; v. WISSELINGH, Über abnormale Kernteilung (Bot. Zeitg. 1903, Abt. I, **61**, 201). NĚMEC erörtert, ob die amitosenähnlichen Figuren durch Verschmelzung oder nachbarliche Lagerung mehrerer in einer Zelle vorhandener Kerne zustande kommen können (Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw. 1910, 233). — Über abnorme Teilungsfiguren in hyperhydrischen Geweben hat WÓYCICKI einige Angaben gemacht (Zur Zytologie der hyperhydrischen Gewebe bei *Solanum tuberosum* L., Sitzungsber. Warschauer Ges. Wiss. 1910, Lief. 5, 219.

Große Mannigfaltigkeit zeigen diejenigen Anomalien, bei welchen mehr als zwei Tochterkerne entstehen, indem während der Phase der Polwanderung einzelne versprengte Chromosomen oder Chromosomgruppen liegen bleiben, und aus ihnen kleine Sonderkerne werden. TISCHLER beobachtete, daß beim Bananenpollen auf diese Weise bis zehn verschieden große Teilkörner anstatt einer Tetrade entstehen können [1]. —

Anomalien in der Teilung der Chromatophoren sind unter abnormen Umständen leicht zu beobachten. In den Zellen von *Zygnema*-Fäden, die mehrere Wintermonate hindurch in Kultur gehalten worden waren, sah ich die Chromatophoren sich mehrfach teilen, so daß neben den zwei von der normalen *Zygnema*-Zelle her bekannten großen sternförmigen ein oder mehrere kleinere, frisch-grüne, meist wandständige Chloroplasten sich zeigten. An Objekten verschiedener Art läßt sich beobachten, daß unter abnormen Lebensverhältnissen der Teilung der Chlorophyllkörner die Bildung einer deutlichen mehr oder minder breit und stattlich entwickelten farblosen oder schwach-grünen Mittelzone vorausgeht [2]. —

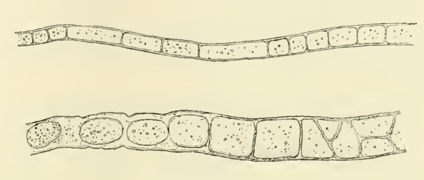


Fig. 169.
Teilungsanomalien. Oben ein durch typische Querwände septierter Faden von *Achlya polyandra*. unten „freie“ Zellbildung in einem solchen. Nach HORN.

Den interessanten Nachweis, daß unter abnormen Umständen freie Zellenbildung bei Pflanzen auftreten kann, die normalerweise diesen Prozeß niemals aufweisen, hat HORN erbracht [3]: Fäden von *Achlya polyandra* können bei Behandlung mit oligodynamischen, schwach kupferhaltigen Lösungen „freie“ umhäutete Zellen in ihrem Inneren entwickeln (Fig 169). — SORAUER will freie Zellenbildung bei der Entstehung hyperhydrischer Gewebe [4]) beobachtet haben; die Angabe klingt unwahrscheinlich, Bestätigung bleibt abzuwarten. —

Die Kappenbildung, die wir bei Behandlung der an Zellen wahrnehmbaren Regenerationsvorgänge kennen gelernt haben, ist insofern als Teilungsvorgang zu beurteilen, als durch ihn das Zellenlumen in mehrere Kammern zerlegt wird (vgl. Fig. 77 *b*); andererseits unterscheidet sich die durch Kappenbildung herbeigeführte Kammerung von den bisher besprochenen Teilungsvorgängen dadurch, daß durch sie keineswegs immer auch der

1) Vgl. TISCHLER, Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens I (Arch. f. Zellforschung 1910, **5**, 622); SCHÜRHOFF, Karyomerenbildung in den Pollenkörnern von *Hemerocallis fulva* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1913, **52**, 405). — Auch die von NAWASCHIN entdeckten Vorgänge der „Chromatindiminution“ seien an dieser Stelle wenigstens erwähnt (Über eine Art der Chromatindiminution bei *Tradescantia virginica*. Ber. d. D. bot. Ges. 1911, **29**, 437). — Einige Literaturangaben, die sich auf abnorme Kernteilungsvorgänge und ähnliches beziehen, habe ich 1907 zusammengestellt (Neue Ergebnisse auf dem Gebiet der pathologischen Pflanzenanatomie, Ergebn. d. allg. Pathol. u. pathol. Anat. 1907, **11**, Abt. 1, 387, 419 ff.).

2) KÜSTER, Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Pflanzenzellen (Zeitschr. f. allg. Physiol. 1904, **4**, 221).

3) HORN, Experimentelle Entwicklungsänderungen bei *Achlya polyandra* DE BARY (Ann. Mycol. 1904, **2**, 207).

4) SORAUER, Die Schleimkrankheit von *Cyathea medullaris* (Ber. d. D. bot. Ges. 1912, **30**, 42).

lebendige Inhalt eine Teilung erfährt, vielmehr in sehr vielen Fällen nur tote Plasmamassen von den lebenden getrennt werden. Als Kappenbildung sind höchstwahrscheinlich die von PORTHEIM und LÖWI u. a. beschriebenen Teilungen der Pollenschläuche aufzufassen, von welchen Fig. 170 eine Vorstellung giebt[1]).

* * *

Bevor wir uns zur Besprechung der quantitativen Teilungsanomalien wenden, d. h. derjenigen abnormen Teilungen, durch welche eine abnorme Vermehrung der Zellenzahl erreicht wird, ist darauf hinzuweisen, daß in nicht wenigen Fällen abnorme Teilungen unfertig bleiben, indem die Zellenkerne sich teilen, aber zwischen den Tochterkernen sich keine trennenden Querwände bilden, so daß vielkernige Zellen entstehen. Da diese durch ungewöhnliche Größe ausgezeichnet sind, wollen wir bei ihnen von vielkernigen Riesenzellen sprechen. Dieser Terminus soll andeuten, daß es sich bei den uns hier interessierenden Gebilden um die Produkte einer das Maß des Normalen überschreitenden Wachstumstätigkeit und Zellkernproduktion handelt — während bei den früher behandelten Beispielen für die Bildung vielkerniger Elemente weder das Zellenwachstum, noch die Produktion der Zellkernsubstanz abnorm stark war — und abnorm lediglich das Ausbleiben der Querwandbildung (Fig. 145), so daß wir sie bei den Hypoplasien einzureihen hatten. — Daß in gar manchen Fällen die Trennung dieser Kategorie von jener auf Schwierigkeiten stoßen wird, ist klar; in anderen kommt die prinzipielle Differenz zwischen den beiden Gruppen deutlich zum Ausdruck.

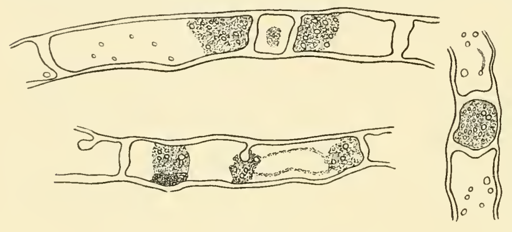


Fig. 170.
Kammerung der Zellen durch Kappenbildung. Pollenschläuche von *Amaryllis*-sp. in 20%iger Rohrzuckerlösung. Nach PORTHEIM u. LÖWI.

Zu vielkernigen Riesenzellen können nur diejenigen Hypertrophien werden, bei welchen die Volumzunahme der Zellen nicht vorwiegend oder ausschließlich durch Membranwachstum und Wasseraufnahme zustande kommt, sondern mit einer reichlichen Vermehrung des Plasmagehalts verbunden ist. Bei Hypertrophien der ersten Art sind mir nur einkernige Formen bekannt. Nicht ausgeschlossen freilich scheint, daß künftige Untersuchungen bei diesen Wachstumsanomalien Degenerations- und Zerfallserscheinungen am Kerne werden nachweisen können; dagegen werden Vermehrung der Kernsubstanz und Teilung der Kerne auf dem Wege der Karyokinese vermutlich auf diejenigen Hypertrophien beschränkt bleiben, deren Protoplasma sich reichlich vermehrt.

1) PORTHEIM u. LÖWI, Untersuchungen über die Entwicklungsfähigkeit der Pollenkörner in verschiedenen Medien (Österr. bot. Zeitschr. 1909, Nr. 4).

Sehr oft zeigen sich vielkernige Riesenzellen in Gallen. In Gallen der verschiedensten Herkunft, in Milben-[1]) und Hemipterengallen[2]), in Pilz- (*Albugo candida* auf *Capsella bursa pastoris*[3]), Bakterien- (Fig. 171) und Schleimpilzgallen (*Sorosphaera veronicae* auf *Veronica*[4]) sind zwei- oder mehrkernige Zellen gefunden worden. Ansehnliche Gruppen von Zellenkernen sind in manchen Erineumhaaren nachgewiesen worden[5]). Vor



Fig. 171.
Vielkernige Riesenzellen, die im Begriff sind, sich in mehrere einkernige Zellen zu zerlegen. Teil des Querschnitts durch eine Wurzelkropfgalle. Nach Toumey.

allem aber sind die Älchengallen (*Heterodera radicicola*), die an den Wurzeln der verschiedensten Wirtspflanzen auftreten und überall (*Coleus*, *Circaea*, *Plantago*, *Beta*, *Daucus*, *Cucumis*, *Saccharum*) ähnliche innere Struktur erkennen lassen, durch den Kernreichtum ihrer Riesenzellen

1) Molliard, Hypertrophie pathol. des cellules vég. (Rev. gén. de bot. 1897, **9**, 33); S. l. modif. histol. prod. dans les tiges par l'action des *Phytoptus* (C. R. Acad. Sc. Paris 1899, **129**, 841; *Eriophyes obiones* auf *Obione pedunculata*); Houard, Sur une coléoptérocécidie du Maroc (Marcellia 1906, **5**, 32; *Nanophyes* auf *Umbilicus*). Vgl. auch Anm. 5.

2) Prillieux, Etude des altérations prod. dans le bois du pommier par les piqûres du puceron lanigère (Ann. inst. agron. 1877, **2**, 39).

3) v. Guttenberg, Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig 1905.

4) Maire et Tison, Nouv. rech. s. l. Plasmodiophoracées (Ann. mycol. 1911, **9**, 226).

5) Küster, Über die Gallen der Pflanzen (Abderhaldens Fortschr. d. naturw. Forschung 1913, **8**, 115, 134). Weitere Literaturangaben bei Küster, Gallen der Pflanzen, 1911. — Zweikernige Haare erzeugt nach Leeuwen-Rijnvaan (Beiträge zur Kenntnis der Gallen auf Jawa II; Über die Entwicklung einiger Milbengallen. Ann. jard. bot. Buitenzorg 1910, sér. 2, **8**, 119) *Eriophyes Doctersi* auf *Cinnamomum zeylanicum*; abnorm große, gelappte Kerne oder solche, die sich bereits geteilt hatten, fand derselbe auch in Epidermiszellen von Milbengallen, die nicht zu Haaren ausgewachsen waren. Vielkernig fand ich z. B. die Erineumhaare, welche *Eriophyes vitis* auf den Blättern von *Vitis* erzeugt.

auffallend[1]) (vgl. Fig. 159*b*). Němec fand in den Riesenzellen manchmal mehr als 500 Kerne (*Vitis gongylodes*).

Ruhland fand mehrkernige Riesenzellen bei der Gummosis der Amygdaleen[2]) usw.

Unbefruchtete Eizellen von *Ficus carica* sah Tischler[3]) zu sehr großen und kernreichen, aber unseptierten Gebilden heranwachsen.

Über abnorme Teilungen in parthenogenetisch sich entwickelnden Keimlingen von *Dictyota* hat Williams berichtet[4]).

Im Experiment die Pflanzen zur Bildung abnormer mehrkerniger Zellen zu bringen, gelang auf verschiedenen Wegen. Prillieux[5]) beobachtete vielkernige Riesenzellen bei Keimpflanzen, die bei abnorm hoher Temperatur kultiviert wurden; allerdings ging die Zahl der Kerne selten über drei hinaus. Nabokich[6]) sah mehrkernige Zellen bei anaërobem Wachstum entstehen. Weiterhin erzielte Raciborski[7]) die Bildung vielkerniger Riesenzellen bei *Basidiobolus ranarum* durch Kultur des Pilzes bei 30° C in 10proz. Glyzerin: zunächst folgen auf die Kernteilungen noch Zellteilungen, später bleiben die letzteren aus, und es entstehen (vgl. Fig. 172) Riesenzellen mit 2—20 Zellenkernen.

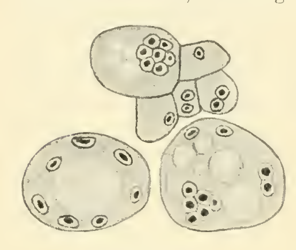


Fig. 172.
Vielkernige Riesenzellen von *Basidiobolus ranarum*. Nach Raciborski.

Wir begnügen uns hier damit, das histologische Faktum der Mehrkernigkeit zu konstatieren und lassen die Frage offen, welche von den genannten mehrkernigen Zellen einem hypertrophischen Wachstum und welche einer Hemmung der Zellwandbildung ihre Entstehung verdanken. —

Das Schicksal der mehrkernigen Zellen, insbesondere ihres Kernvorrates, kann sich verschieden gestalten. Entweder die Zahl der Kerne wird reduziert, indem alle Kerne der Riesenzellen zu einem großen Kern verschmelzen, oder doch wenigstens einige von ihnen fusionieren [Riesenzellen der Älchengallen von *Vitis gongylodes* u. a.[8])], — oder die Reduktion der Kernzahl erfolgt durch Degeneration eines Teils der Kerne; in den Erineumhaaren der Linde (*Eriophyes tiliae*) fand ich meist zwei Zellkerne, von welchen

1) Treub, Quelqu. mots s. l. effets du parasitisme de *l'Heterodera javanica* d. l. racines de la canne à sucre (Ann. Jard. bot. Buitenzorg 1887, **6**, 93); Vuillemin et Legrain, Symbiose de l'*Heterodera radicicola* avec l. pl. cultivées au Sahara (C. R. Acad. Sc. Paris 1894, **118**, 549); Molliard, Sur quelqu. caractères histolog. des cécidies prod. par l'*Heterodera radicicola* (Rev. gén. Bot. 1900, **12**, 157); Tischler, Über *Heterodera*-Gallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* L. (Ber. d. D. bot. Ges. 1901, **19**, 95) und besonders Němec, Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw. Berlin 1910, 151 ff.

2) Ruhland, s. o. S. 119 Anm.

3) Tischler, Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen angiospermen Früchten (Jahrb. f. wiss. Bot. 1913, **52**, 1, 73).

4) Williams, Studies in the Dictyotaceae II (Ann. of Bot. 1704, **18**, 183).

5) Prillieux, Altérations prod. d. l. plantes par la culture d. un sol surchauffé (Ann. Sc. Nat. Bot. 1880, sér. 6, **10**, 347).

6) Nabokich, O., Über anaërobe Zellteilung (Ber. d. D. bot. Ges. 1904, **22**, 62).

7) Raciborski, Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des *Basidiobolus ranarum* (Flora 1896, **82**, 113).

8) Němec, a. a. O. 1910, 165 ff.

der eine gewöhnlich degeneriert war [1]). Schließlich können vielkernige Zellen nachträglich sich teilen und durch Bildung von Querwänden in einkernige Elemente sich zerlegen; derartige Parzellierung (vgl. Fig. 171) beobachtete TOUMEY an den crown-galls, dem Wurzelkropf, der die verschiedensten Holzgewächse — *Pirus, Prunus, Castanea, Populus, Juglans, Rubus* u. a. — befällt [2]).

b) Quantitative Teilungsanomalien.

Wir wenden uns nun zu denjenigen Vorgängen abnormer Zellenteilung, bei welchen nicht die Einzelheiten des Teilungsprozesses selbst bereits abnorm zu nennen sind, sondern nur das Zustandekommen neuer Zellen überhaupt das abnorme Moment ausmacht (Hyperplasie).

Fast in allen Fällen geht der abnormen Zellvermehrung Vergrößerung der zur Teilung sich anschickenden Zellen voraus. Jedoch ist diese Volumenzunahme nicht unbedingt Erfordernis für nachfolgende abnorme Zellenfächerung. KLEBS hat beschrieben, daß *Mucor racemosus* durch Züchtung in Lösungen hoher Konzentration (Zucker, Glyzerin, Kalium- oder Natriumnitrat) oder durch anaërobe Kultur zur Bildung eines septierten Myzels gebracht werden kann [3]). Bei *Achlya polyandra* tritt Querfächerung der Hyphen bei Behandlung mit schwach kupferhaltigen Lösungen ein (vgl. Fig. 169, oberer Teil), wie HORN gezeigt hat [4]); auch *Mucor mucedo* und *Rhizopus nigricans* bilden bei Kultur in giftigen Lösungen mehr oder minder reichlich Querwände.

Abnorme Teilungen ohne vorangehendes Wachstum läßt sich auch an den Zellen höherer Pflanzen beobachten. WINKLER hat beobachtet, daß an isolierten Blättern der *Torenia asiatica*, die als Blattstecklinge kultiviert werden, die Zellen der oberseitigen Epidermis sich lebhaft teilen, ohne daß zunächst Wachstum eintritt, und schlägt vor, derartige Zellenfächerung, der kein Zellenwachstum vorausgeht, als Furchung zu bezeichnen [5]). Dieselben Furchungen machen die Epidermiszellen der *Begonia*-Blätter durch, aus deren Derivaten schließlich die Adventivbildungen der Blattstecklinge hervorgehen [6]), sowie die Grundgewebszellen der Blätter vieler Pflanzen, die sich (vgl. oben S. 144) zur regenerativen Neubildung von Gefäßbündeln anschicken [7]). Ferner werden durch Verwundung die Kambiumzellen zur Furchung angeregt, die durch ihre Teilung die Bildung von parenchymatischem Wundholz einleiten (s. o. S. 65); auch jugendliche Gefäßanlagen (Wurzeln von *Allium cepa*) erfahren nach Trauma noch

1) KÜSTER, a. a. O. 1913, 135.

2) TOUMEY, An inquiry into the cause and nature of crown-gall (Arizona Exper. Stat. 1900, Bull. **33**, 51). Teilung der Riesenzellen wird vorgetäuscht, wenn — wie in einigen von NĚMEC beobachteten Fällen (a. a. O. 1910) — die Nachbarinnen der Riesenzellen thyllenartig in das Lumen der letzteren vorwachsen und es mit parenchymatischen Elementen füllen.

3) KLEBS, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896, 512 ff.

4) HORN, a. a. O. 1904.

5) WINKLER, Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. (Ber. d. D. bot. Ges. 1903, **21**, 96).

6) HANSEN, Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen (Abhandl. Senckenberg, Naturforsch. Ges. 1881, **12**).

7) FREUNDLICH, Entwicklung und Regeneration von Gefäßbündeln in Blattgebilden (Jahrb. f. wiss. Bot. 1909, **46**, 137).

Furchungen (Fig. 173)[1]). Ähnliche Vorgänge spielen sich auch in vielen Gallen vor der Bildung des parenchymatischen „Gallenholzes" ab. Im Parenchym der Kartoffelknolle sah OLUFSEN[2]) Furchung nach „Überreizung" auftreten (s. o. S. 107 und Fig. 66). Regellos „gefurchte" Pollenkörner beobachtete NĚMEC nach wiederholter Chloroformierung (*Larix decidua*)[3]) u. dgl. m. Durch Furchung schließlich sah TOBLER die langgestreckten Zellen der in künstlicher Kultur gehaltenen Meeresalgen (*Dasya elegans* u. a.) in isodiametrische Stücke sich zerlegen[4]).

Fig. 173. Furchung. Die Gefäßanlagen der Wurzeln von *Allium cepa* teilen sich nach Dekapitation der Wurzeln durch zahlreiche unregelmäßige Scheidewände. Nach NĚMEC.

In allen diesen Fällen sind die sich furchenden Elemente Zellen, deren Wände noch flächenwachstumsfähig sind und von dieser Fähigkeit auch in späteren Stadien der Ontogenese noch Gebrauch machen; darin unterscheiden sich die hier erwähnten Fälle von dem in Fig. 165 erläuterten Furchungsvorgang, da — wie bereits auseinanderzusetzen war — die Membranen von *Hormidium nitens* durch Kongorotimprägnation unfähig zu weiterem Flächenwachstum geworden waren[5]). —

Viel häufiger sind die Fälle, in welchen den Teilungen Wachstum der Zellen vorausgeht.

Hyperplastische Prozesse dieser Art können an Gewächsen der verschiedensten Art durch Verwundung herbeigeführt werden sowie durch abnorm gesteigerten Turgordruck wie bei der Entstehung vieler hyperhydrischer Gewebe; ferner kommen Überernährung und Infektion durch pflanzliche oder tierische Parasiten als Ursachen in Betracht.

Die Frage, an welchen Zellen Teilungen der in Rede stehenden Art beobachtet werden können, ist dahin zu beantworten, daß alle Arten lebender Zellen durch abnorme Bedingungen zu Wachstum und nachfolgenden Teilungen gebracht werden können.

Was die unterschiedliche Qualifikation der verschiedenen Gewebearten zu hyperplastischen Veränderungen betrifft, so gilt für sie ähnliches wie für die Qualifikation zu dem der Teilung vorausgehenden, abnorm gesteigerten Wachstum (s. o.).

Meristematische Gewebe, wie das Kambium, werden durch Reize verschiedener Art — besonders durch traumatische und durch Gallenreize — oft zu ungemein lebhafter Zellenteilung angeregt werden, liefern viele Lagen neuer Zellen, während die von denselben Reizen betroffenen Dauergewebs-

---

1) NĚMEC, Studien über die Regeneration. Berlin 1905, 219 ff.

2) OLUFSEN, Untersuchungen über Wundperidermbildung an Kartoffelknollen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1903, **15**, 269).

3) NĚMEC, Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw. 1910, 208, Fig. 95.

4) TOBLER, Zerfall und Reproduktionsvermögen des Thallus einer Rhodomelazee (Ber. d. D. bot. Ges. 1902, **20**, 351); Über Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **39**, 527).

5) Über die Rolle, welche Furchung in der normalen Ontogenie der Pflanzengewebe spielt, vgl. z. B. KÜSTER, Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie (Progr. rei bot. 1908, **2**, 455, 482).

zellen des nämlichen Organs nur in bescheidenem Maßstabe sich an der Zellenproduktion beteiligen oder gar völlig untätig bleiben.

Die verschiedenen Formen des Dauergewebes reagieren auf gleiche Reize ungleich. Die Teilungstätigkeit der Grundgewebszellen ist fast immer eine erheblich lebhaftere als die der Epidermiszellen; wir beobachten diesen Unterschied gleich deutlich bei der Entstehung der Wundgewebe wie bei der Gallenbildung u. a. m.[1]).

Manche Zellenformen setzen der Teilung gleichsam erheblichen Widerstand entgegen und bleiben auch unter Bedingungen ungeteilt, durch welche andere, ihnen ähnliche Zellenarten zur Teilung angeregt werden. Teilungen der Schließzellen werden selten beobachtet. Auf den Sporenkapseln von *Polytrichum commune* u. a. Arten fand HABERLANDT neben normalen zweizelligen Spaltöffnungen solche, deren Hälften sich je einmal geteilt hatten[2]). Von den abnorm vielzelligen Spaltöffnungen mancher Gallen war S. 176 die Rede.

Die Lithozysten von *Ficus Vogeli* werden durch Diptereninfektion zu Teilungen angeregt[3]).

Nach HEIM sollen die in abnormen, nicht zur Öffnung befähigten Antheridien von *Doodya caudata* liegenden Spermatozoen zur Teilung befähigt sein[4]); daß die von *Oedogonium* zur Teilung kommen können, wenn sie zu ergrünen imstande sind (s. o. S. 239), darf kaum bezweifelt werden. Rhizoidzellen der Marchantiazeen fand KREH zur Regeneration neuer Pflanzen befähigt, so lange jene noch jung waren[5]); an Wurzelhaaren sind meines Wissens bisher keine Zellteilungen beobachtet worden[6]). Von den falschen Teilungen der Pollenschläuche war schon die Rede (Fig. 170).

Daß Zellen, die normalerweise nur eine beschränkte, konstante Zahl von Teilungsprodukten liefern, unter abnormen Umständen diese Zahl erhöhen können, lehrt das Verhalten der Pollenmutterzellen, aus welchen abnormerweise mehr als vier Pollenkörner hervorgehen[7]). —

Die Richtung der Teilung wird in erster Linie durch die Richtung des der Teilung vorangegangenen Wachstums bestimmt: ebenso wie manche

---

1) KÜSTER, Zezidologische Notizen I (Flora 1902, **90**, 67); 1. Aufl. 1903, 296, 297. — Möglicherweise besteht auch bei den Marchantiazeen schon ein ähnlicher Unterschied zwischen der „Epidermis" und dem übrigen Gewebe wie bei den geschilderten höheren Gewächsen. Nach VÖCHTING (Regeneration der Marchantiazeen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, **16**, 367) bleibt die „Epidermis" bei Regenerationserscheinungen im Gegensatz zu den übrigen Gewebeformen untätig. — Sprossungen aus der Epidermis beobachtete RUGE (Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose. Flora 1893, **77**, 279).

2) HABERLANDT, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose (Jahrb. f. wiss. Bot. 1886, **17**, 359, 465).

3) HOUARD, Les galles de l'Afrique occidentale franç. II (Marcellia 1905, **4**, 106).

4) HEIM, Untersuchungen über Farnprothallien (Flora 1896, **82**, 329).

5) KREH, Über Regeneration der Lebermoose (Nova acta Leop.-Carol. Akad. 1909, **90**, 213).

6) Über zweikernige Wurzelhaare vgl. NĚMEC, Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw. 1910, 72. — Wenn Zellen wie die der Wurzelhaare unter keinen Umständen, wie NĚMEC sagt (Studien über die Regeneration 1905, 315), zur Teilung gebracht werden können, so liegt der Grund hierfür nicht in einer spezifischen, die Teilung ausschließenden Veranlagung, sondern in dem für Teilungen nicht ausreichenden Ernährungszustand, in dem sich normalerweise die Zellen befinden.

7) WILLE, Über die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen usw. Kristiania 1886, 60; BEER, Supernumerary pollen-grains of *Fuchsia* (Ann. of bot. 1907, **21**, 305; dort weitere Literaturangaben) u. a. m.

Krankheitsbilder durch Wachstum ausschließlich senkrecht zur Oberfläche des betreffenden Organs, werden dieselben auch durch entsprechende parallel zur Oberfläche eingestellte Teilungen, d. h. durch die Bildung perikliner Querwände gekennzeichnet. Bei den früher besprochenen „Furchungen“ sind die Querwände oft ganz unregelmäßig orientiert (s. Fig. 173). In Zellen, deren Länge die Breite erheblich übertrifft (Kambiumzellen) stehen die Furchungswände annähernd senkrecht zur Längsachse der Zelle.

Sehr oft werden Zellen durch Reize der verschiedensten Art zu wiederholten Teilungen in derselben Richtung angeregt; es kommen Meristeme zustande, die in der Art ihrer Tätigkeit den normalen Kambien ähneln. Meristeme dieser Art entstehen vorzugsweise an freien Oberflächen, die durch Verwundung an Pflanzenorganen zustande gekommen sind, und haben Bertrand zur Formulierung seiner „loi des surfaces libres“[1]) gebracht, nach welcher an jeder freien Oberfläche des Pflanzenkörpers eine Xylem oder Phloem oder eine Kork liefernde Kambiumschicht entsteht. „Jede künstlich oder natürlich erzeugte Oberfläche, sagt Vöchting[2]), zieht die Bildung von Kambium nach sich, und es läuft dieses im allgemeinen der Oberfläche parallel.“

Zu den surfaces libres werden die Grenzflächen zwischen totem und lebendem Gewebe auch dann zu rechnen sein, wenn die toten Gewebemassen allseits von lebenden umgeben sind; von der Entstehung der Wundkorkkambien, welche nekrotische Zellkomplexe umschalen, war oben schon die Rede (S. 104 ff.).

Meristeme können aus allen Gewebearten hervorgehen, Zellen jeder Art können sich an ihrem Aufbau beteiligen. Auch aus sekundären Dauergeweben können neue Meristeme hervorgehen.

Die Meristembildung erfolgt oft direkt, indem die von den zur Zellenteilung anregenden Faktoren getroffenen Zellen eines Pflanzenorgans unmittelbar zur Meristembildung schreiten, und schon die ersten Zellenteilungen immer in der nämlichen Richtung erfolgen (Wundkorkbildung u. a.); von indirekter Meristembildung darf dann gesprochen werden, wenn erst aus dem durch regellos gerichtete Teilungen entstandenen Gewebe ein Meristem sich rekrutiert (Kambiumbildung in Kallusgeweben u. ähnl.).

Eine verbreitete Variante der Meristembildung wird dadurch gekennzeichnet, daß die Zellen mehrerer oder vieler benachbarter Lagen teilungsfähig werden und ein oder mehrere Male sich teilen. Fig. 66 veranschaulicht das für Korkbildung; derselbe Vorgang spielt aber auch bei regenerativer Bildung trachealer Elemente, sowie bei der Gallenbildung seine Rolle. In allen derartigen Fällen erfolgen die Teilungen sämtlicher beteiligter Zellen in der nämlichen Richtung; die Intensität, mit der die einzelnen Zellen an der Gewebeneubildung teilnehmen, kann aber sehr verschieden sein. Aus den Produkten dieser Teilungen leitet sich in manchen Fällen das Meristem ab, dessen Tätigkeit zur Bildung sehr langer, gliederreicher Zellenreihen führen kann, und das durchaus den vorhin geschilderten

1) Bertrand, Loi des surfaces libres (C. R. Acad. Sc. Paris 1884, **98**, 48).

2) Vöchting, Über Transplantation am Pflanzenkörper (Nachr. Kgl. Ges. Wiss. Göttingen 1889, 402 und 1892, 148); Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908, 68; vgl. auch Vöchting's (a. a. O. 235) Bemerkungen über die beschränkte Gültigkeit des Gesetzes.

Meristemen gleicht. Sehr lehrreich ist z. B. das Verhalten des Marks junger *Sambucus*-Achsen, dessen Zellen nach Verwundung und nach Sprengung des Leitbündelzylinders — unter Beteiligung fast des gesamten Markmaterials — die geschilderten Teilungen durchmachen und schließlich ein den zerstörten Verdickungsring ergänzendes Meristem produzieren können.

5. Qualität und Differenzierung der Gewebsneubildungen.

Bei denjenigen Strukturanomalien, welche durch Hypertrophie zustande kommen, versteht es sich von selbst, daß die einzelnen Zellen in ihren histologischen Charakteren den entsprechenden normalen nicht gleichen — zum mindesten diese durch ihre abnorme Größe übertreffen.

Folgen dem abnormen Wachstum auch Teilungen, so lassen sich für einen Vergleich der abnormen und der normalen Gewebe verschiedene Ergebnisse erwarten: die Zellen der abnormen Gewebe gleichen entweder den der normalen — oder sie sind von ihnen mehr oder minder verschieden. Bildungen der ersten Art sollen als homöoplasmatische bezeichnet werden (Homöoplasien); durch sie wird die Gewebemasse eines Organs mehr oder minder stark vermehrt, ohne daß es zur Ausbildung abnormer Qualitäten der Gewebe käme. Sind die Gewebsneubildungen den normalen mehr oder minder unähnlich, so nennen wir sie heteroplasmatische (Heteroplasien). Homöoplasmatisch veränderte Organe unterscheiden sich hinsichtlich ihres Gewebeaufbaues von normalen nur quantitativ, heteroplasmatisch veränderte quantitativ und qualitativ.

Homöoplasmatische Anomalien spielen in der pathologischen Pflanzenanatomie eine nur untergeordnete Rolle; die Mannigfaltigkeit und die weite Verbreitung der heteroplasmatischen haben die im speziellen Teil gegebenen Ausführungen über Kallus-, Wundholz-, Gallengebilde u. a. bereits dargetan. —

Daß sich eine völlig scharfe Grenze zwischen homöo- und heteroplasmatischen Geweben wird finden lassen, ist von vornherein durchaus unwahrscheinlich. Trotzdem dürfte es zweckmäßig sein, an der Unterscheidung zwischen diesen und jenen festzuhalten, auch wenn bei manchen Anomalien, die hier unter den homöoplasmatischen eingereiht werden mögen, hier und da minutiöse histologische Unterschiede zwischen ihnen und ihrem Mutterboden erkennbar werden.

Homöoplasmatische Gewebe kommen zunächst dadurch zustande, daß irgendein Kambium — stellenweise oder in seiner ganzen Ausdehnung sich abnorm stark betätigt, die Produkte seiner Tätigkeit aber den normalen gleichen oder ihnen doch wenigstens sehr ähnlich sind — oder indem irgendwelche Gefäßbündel, die normalerweise keinen Xylem- bzw. Phloemzuwachs aufweisen, durch Betätigung eines Kambiums sich verstärken. Es wird in Fällen dieser Art oft schwer sein zu entscheiden, ob eine Steigerung der Gewebeproduktion noch als normal oder schon als abnorm einzuschätzen ist.

Zu den Homöoplasien der genannten Art rechne ich die Verstärkung des mechanischen Gewebes in hängenden Kürbisfrüchten gegenüber dem in liegenden Früchten gefundenen; bei *Corylus avellana* vermochte Wieders-

HEIM[1]) durch Belastung eine Vermehrung der mechanischen Fasern hervorzurufen.

Die Leitbündel der Kartoffelknolle sah DE VRIES sich erheblich verstärken, wenn es durch geeignete operative Eingriffe gelang, den Stoffverkehr zwischen den assimilierenden Sprossen und den neugebildeten, knollenansetzenden Stolonen durch jene zu lenken[2]).

Lokalisierte Bildung sekundärer Gewebe, die dem abnorm sich betätigenden Organ allerhand Unregelmäßigkeiten im Umriß aufzwingt, sehen wir in Fig. 174; sie stellt nach DE VRIES[3]) den Querschnitt durch eine Zuckerrübe (*Beta vulgaris*) dar, welche abnormerweise ihr Dickenwachstum auch im zweiten Jahre noch lebhaft fortgesetzt und dabei mehrere längs verlaufende, leistenartige Gewebewucherungen entwickelt hat. Diese umfänglichen Vorsprünge setzen sich aus normal gebauten Gewebeschichten zusammen: in der

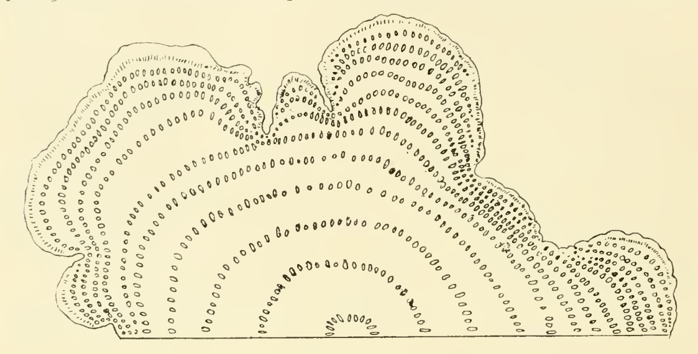


Fig. 174.
Homöoplasmatische Neubildungen. Querschnitt durch eine gelbe Zuckerrübe, die mehrere längs verlaufende leistenähnliche Gewebewucherungen trägt. Nach DE VRIES.

Figur sind die konzentrischen normalen Kambiumringe im Inneren sowie die neu entstandenen in den Leisten eingetragen. In einem von DE VRIES näher untersuchten Falle fiel die Bildung neuer Kambiumringe außerhalb der jüngsten des ersten Jahres mit einer Hemmung in der Tätigkeit der inneren zusammen. Auch waren die Ringe des ersten Jahres sowie die akzessorischen des zweiten nur schwach verholzt. Die Ursachen der Wucherungen liegen vermutlich in abnorm gesteigerter Stoffzufuhr.

Um die Wirkung gesteigerter Ernährung handelt es sich wohl auch in denjenigen Fällen, in welchen ein Gewebe auf Kosten eines anderen besonders starke Entwicklung erfährt. Mit NEGER[4]) dürfen wir wohl die bei tauben Samen der Lärche wahrgenommene Verstärkung der Stein-

1) WIEDERSHEIM, Über den Einfluß der Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastkörper bei Trauerbäumen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, **38**, 41).

2) DE VRIES, Über abnormale Entstehung sekundärer Gewebe (Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, **22**, 45).

3) DE VRIES, a. a. O. 1891. Vgl. auch RIMPAU, Das Aufschießen der Runkelrüben (Landwirtsch. Jahrb. 1876, **5**, 43).

4) NEGER, Beobachtungen und Erfahrungen über Krankheiten einiger Gehölzsamen (Tharandter forstl. Jahrb. 1909, **60**, 222).

zellenlagen, aus welchen die Samenschale besteht, mit der Verkümmerung des Embryos in Verbindung bringen (s. u. Fig. 202).

Homöoplasien stellen ferner die an den Blättern von *Aristolochia sipho* u. a. auftretenden Gewebewucherungen (MASTERS „Enation“) dar; auf der Unterseite der Spreiten längs der Nerven entstehen blattdünne, flügelartige Leisten, die ebenso wie die normale Blattspreite sich aus Epidermis und Mesophyll zusammensetzen und von Leitbündeln durchzogen werden. Ihre anatomische Zusammensetzung entspricht im allgemeinen der des normalen Blattes, doch können auch bescheidene Strukturdifferenzen bemerkbar werden[1]). Wie andere Enationen sind auch die von *Aristolochia* stets derart orientiert, daß ihre histologische Unterseite der Unterseite der normalen Spreite zugewandt ist[2]). — Die Frage nach den Bedingungen, unter welchen sie entstehen, hat noch keine befriedigende Antwort gefunden[3]).

Den genannten Anomalien im Prinzip vergleichbar sind die Aszidienbildungen, die sich z. B. bei manchen Varietäten der *Brassica oleracea* wie tüten- oder trichterförmige „Enationen“ auf den Rippen der Blätter erheben („Plumagenkohl“), sowie die blattrandähnlichen Leisten, die sich auf den Blättern von *Fraxinus ornus* nach Infektion durch *Eriophyes fraxini* entwickeln[4]), ferner die drüsigen Emergenzen, die sich auf den Blättern der von *Perrisia crataegi* erzeugten Triebspitzengallen mehr oder minder dicht zeigen[5]) und ähnliche Strukturen wiederholen, wie wir sie an den drüsigen Blattrandzähnen wahrnehmen.

Als letztes Beispiel sei noch das Auftreten blattrandartiger, dornig gezähnter Leisten auf den Spreiten der *Agave*-Blätter genannt; sie entstehen da, wo in der Knospenlage der Rand benachbarter Blätter sich kräftig eingedrückt hat[6]), so daß neben diesem die gepreßte Blattmasse leistenartig hervorquillt.

Eben deswegen, weil es sich bei den hier genannten und ähnlichen Homöoplasien um die abnorme Produktion normal gebauter Gewebe handelt, werden manche dieser Erscheinungen mehr den Morphologen als den Anatomen interessieren müssen.

*   *
*

Weitaus zahlreicher als die homöoplasmatischen Neubildungen sind die heteroplasmatischen; überdies geben sie durch die große Mannigfaltigkeit ihrer Gewebedifferenzierung reichen Stoff für die uns hier leitende Betrachtungsweise.

Die heteroplasmatischen Gewebe unterscheiden sich mehr oder weniger deutlich von den entsprechenden normalen Teilen der betreffenden

1) Vgl. z. B. MAGNUS, P., Über Emergenzen auf den Blättern von *Aristolochia sipho* L'HÉRIT. (Sitzungsber. Bot. Ver. Provinz Brandenburg 1877, **19**, 95) und besonders HINTIKKA, Zur Kenntnis der Emergenzen auf den Blättern von *Aristolochia sipho* L'HÉRIT. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1913, **23**, 385).

2) In großen Ausmessungen zeigen diese Korrespondenz sehr deutlich die taschenförmigen Enationen auf der Unterseite der Blätter von *Xanthosoma appendiculatum*.

3) Keinesfalls sind sie parasitären Ursprungs, wie RUDOW will (Einige Mißbildungen an Pflanzen hervorgerufen durch Insekten. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1891, **1**, 332).

4) Vgl. KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 117, 130.

5) KÜSTER, a. a. O. 1911, 224.

6) KÜSTER, Über zwei organoide Gallen: Die Wiederholung blattrandartiger Strukturen auf Blattspreiten (Marcellia 1906, **5**, 44).

Pflanzenspezies. Zuweilen sind die Differenzen gering und sprechen sich im wesentlichen nur darin aus, daß die Zellen des abnormen Gewebes größer sind als die der entsprechenden normalen. Die abnorme Größe der Zellen ist überhaupt ein außerordentlich weit verbreitetes Kennzeichen abnormer Gewebe — nicht nur derjenigen, die lediglich durch Hypertrophie zustande kommen, sondern auch der hyperplastischen[1]).

Ein weiteres histologisches Merkmal, das außerordentlich zahlreiche heteroplasmatische Gewebebildungen gemeinsam kennzeichnet, ist das Vorherrschen parenchymatischer Zellenformen. Auch an denjenigen Organen und Organteilen, welche normalerweise durch reichliche Produktion prosenchymatischer Zellenformen gekennzeichnet werden, wie den Zentralzylindern der Achsen und Wurzeln, führt die abnorme Gewebebildung zu mehr oder minder weitgehender Parenchymatisierung: die Markstrahlen, die unter normalen Umständen nur geringe Breite haben, werden durch keilförmige Gebilde ansehnlicher Breite ersetzt[2]). In anderen Fällen wird die Zahl der Markstrahlen vermehrt: VÖCHTING[3]) fand in geköpften *Helianthus*-Pflanzen auf 5,5 mm Umfang des Holzkörpers 35 Strahlen, in normalen Individuen auf 5.6 mm nur 26 Strahlen, das Verhältnis ist also fast wie 6 : 4. Abnorme Bereicherung mit Markstrahlgewebe fand ich in verwundeten Zweigen, sie kennzeichnet viele Gallen (vgl. Fig. 133). Birkenzweige, die von *Exoascus betulinus* infiziert worden sind, unterscheiden sich von den normalen hinsichtlich der anatomischen Struktur hauptsächlich durch ihren auffallend mächtigen Markzylinder.

Noch gründlicher als die gesteigerte Produktion von Mark- und Markstrahlenzellen führt ein anderes Mittel zur Parenchymatisierung der Gewebe: die Abkömmlinge des Kambiums oder die Kambiumzellen selbst „furchen" sich, so daß anstatt langgestreckter Elemente lauter parenchymatische entstehen (s. o. S. 65), Wundholz, das unter kräftiger Einwirkung traumatischer Reize entsteht, wird „kurzzellig"; der Kallus ist geradezu als ein parenchymatisches Gewebe gekennzeichnet, und von den Gallen war früher zu sagen, daß selbst die durch besonders komplizierte Gewebedifferenzierung und mannigfaltige Ausgestaltung der mechanischen Anteile charakterisierten Zynipidengallen der Sklerenchymfasern entbehren. Das Verhältnis des Grundgewebes zu den Leitbündeln verschiebt sich fast allenthalben in derselben Weise, indem bei den abnormen Produkten der Pflanze jenes gefördert, diese reduziert erscheinen.

Die außerordentlich reiche Entwicklung des Parenchyms haben viele abnorme Gewebe mit den am normalen Pflanzenkörper sich findenden Speicherorganen, zumal vielen Knollen gemeinsam. In der Tat hat es nicht an Versuchen gefehlt, die Vorgänge der Knollenbildung („Tubérisation")

---

1) Zahlreiche Messungen z. B. bei VÖCHTING, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers 1908, 176 u. a.

2) Vgl. oben z. B. SORAUER, Krebsartige Rindenhypertrophie (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1898, **8**, 220; Beobachtungen an *Rosa*); SPERLICH, Wurzelkropf bei *Gymnocladus canadensis* LAM. (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1913, **23**, 321). STEWART, Some observat. on the anat. and other features of the black knot (Amer. journ. of bot. 1914, **1**, 112); vgl. auch Fig. 164.

3) VÖCHTING, a. a. O. 1908, 222 ff. — Über die Vermehrung der Markstrahlen in Gallen vgl. z. B. GÉNEAU DE LAMARLIÈRE, Sur les mycocécidies des *Gymnosporangium* (Ann. Sc. Nat. Bot. 1905, sér. 9, **2**, 313).

mit den der Gallenbildung in Parallele zu bringen: nach Noël Bernard sind die Knollenbildungen durchweg auf die Wirkung fremder Organismen zurückzuführen[1]). —

Mit Rücksicht auf den Grad, den die Gewebedifferenzierung in den heteroplasmatischen Produkten erreicht, wollen wir bei diesen unterscheiden zwischen kataplasmatischen und prosoplasmatischen Geweben.

Kataplasmatische Gewebe sind alle diejenigen, welche hinsichtlich ihrer Differenzierung hinter den entsprechenden normalen zurückbleiben; sie sind einfacher gebaut als diese und gleichen in der Unvollkommenheit ihrer Differenzierung den Hypoplasien (s. o. S. 224 ff.); prosoplasmatische Gewebe zeigen mehr oder minder komplizierte Differenzierung, die über das in entsprechenden normalen Organen erreichte Maß weit hinausgeht und ganz andere Strukturbilder zustande kommen lassen kann, als sie in normalen Organen anzutreffen sind.

Kata- und prosoplasmatische Gewebsbildungen sind nicht nur auf Grund histologischer Betrachtungen zu unterscheiden, sondern auch durch ihre äußere Form als selbständige Gruppen gekennzeichnet: die ersteren zeigen keine konstanten Größen- und Formverhältnisse; die nämlichen abnormen Gewebeformen können bald als Deformationen ganzer Organe, bald als lokalisierte Wucherungen auftreten; — bei den prosoplasmatischen Produkten finden wir dagegen das „Krankheitsbild" stets durch bestimmte Größe und Form der Gewebswucherung charakterisiert: Formen, die durch reiche, sich konstant wiederholende Gliederung auffallen, sind durchaus nicht selten. Der Unterschied in der Form hängt aufs engste mit der Entwicklungsdauer heteroplasmatischer Gewebe zusammen; bei den kataplasmatischen finden wir viele, deren Entwicklungsdauer innerhalb sehr weiter Grenzen schwankt, und bei manchen kann man von einer (theoretisch) unbegrenzten Entwicklungsdauer sprechen; bei den prosoplasmatischen dagegen läßt sich die Entwicklungsdauer jeder einzelnen Form nach Wochen und Monaten auf das genaueste präzisieren. Die besagten Unterschiede ihrerseits finden wenigstens teilweise ihre Erklärung in der Ätiologie der verschiedenen abnormen Gewebe, die zum Teil durch lang anhaltende oder dauernde Reize, zum Teil durch Reize von kurzer, konstanter Wirkungsdauer veranlaßt werden.

Kataplasmatisch sind vor allem sämtliche Wundgewebe; ihre Differenzierung ist einfach, nicht selten sind sie völlig homogen; Differenzierungsvorgänge, die dem normalen Mutterboden fremd wären, treten bei ihnen nicht auf; die Form der Wundgewebe wechselt mit der Form der Wunde und mit der Intensität des Wundreizes. Als kataplasmatisch sind die Wucherungen zu bezeichnen, die wir als hyperhydrische oben beschrieben haben, und die an manchen Objekten (Perikarp der Leguminosen u. a.) zu mächtigen, homogenen Parenchymmassen werden können. Schilling hat durch Behandlung mit Paraffin an Pflanzen der verschiedensten Art kataplasmatische Wucherungen erzeugen können, die jede Gewebediffe-

---

4) Noël Bernard (Etudes sur la tubérisation. Rev. gén. de bot. 1902, **14**, 5) nimmt für *Solanum tuberosum* eine Fernwirkung der Mykorrhizapilze an! Vgl. auch Magrou, Symbiose et tubérisation chez la pomme de terre (C. R. Ac. Sc. Paris 1914, **158**, 50).

renzierung vermissen ließen oder doch nur ganz unvollkommene Differenzierung aufwiesen[1]).

Kataplasmatisch sind schließlich sehr zahlreiche Gallen, die den Wundgeweben in der äußeren Form und der histologischen Zusammensetzung ähnlich sind. Hierher gehören vor allem die Pilzgallen, die fast durchweg kataplasmatisch sind[2]).

Prosoplasmatische Neubildungen sind nur aus dem Reiche der Gallen bekannt, bei deren Erörterung daher schon die Unterscheidung von kata- und prosoplasmatischen Formen einzuführen war (s. o. pag. 152).

Gallen, welche durch ihre histologischen und morphologischen Charaktere der soeben gegebenen Definition prosoplasmatischer Neubildungen entsprechen, haben wir oben in großer Zahl zu beschreiben gehabt.

Die Differenzierung der kataplasmatischen Gewebe ist im einfachsten Falle eine so bescheidene, daß sie homogen bleiben, d. h. aus lauter gleichartigen Zellen sich zusammensetzen; das gilt für jugendliches Kallusgewebe, für manche hyperhydrischen Gewebe u. ähnl., für viele Pilzgallen, für die Produkte mancher Aphiden u. a. m.; auch der Wundkork pflegt aus Zellen gleicher Art zu bestehen. Tritt eine Differenzierung ein, so kann sich diese auf inselartige Zellenkomplexe beschränken: im Lohdenkeil der Stecklinge können Gruppen trachealer Elemente inmitten des undifferenzierten zartwandigen Parenchyms zustande kommen, wie früher mit Fig. 50 erläutert worden ist. Schließlich kann die Differenzierung, d. h. die Ausbildung verschiedenartiger Zellenformen gleichmäßig die ganze Masse des heteroplasmatischen Gewebes betreffen wie beim kurz- und langzelligen Wundholz.

Die prosoplasmatischen Gewebe enthalten — innerhalb der oben erwähnten Beschränkung auf parenchymatische Anteile — die verschiedensten Gewebeformen, gleichviel ob sie in dem Mutterboden der Heteroplasie normalerweise anzutreffen sind oder nicht. Der Schichtenverlauf der prosoplasmatischen Gewebe stimmt entweder mit dem der normalen des betreffenden Pflanzenorgans überein oder zeigt sich völlig unabhängig von ihm. Zu dem, was oben (S. 58) über den Unterschied zwischen dorsiventralen und radiären Gallen zu sagen war, brauchen wir hier nichts mehr nachzutragen, da keine anderen Beispiele für prosoplasmatische Gewebebildung bekannt sind als die früher bereits behandelten prosoplasmatischen Gallen.

6. Verwachsung und Zellfusion.

Verwachsung liegt vor, wenn Zellen oder Gewebemassen irgendwelcher Art — nachdem sie durch Wachstum oder äußere mechanische Kräfte einander bis zur Berührung genähert und zu gegenseitigem Druck gebracht worden sind — ihre bisher freien Oberflächen miteinander fest verbinden derart, daß die Zellen nunmehr in ähnlicher oder gleicher Weise verbunden

---

1) SCHILLING, Über hypertrophische und hyperplastische Gewebewucherungen an Sproßachsen, verursacht durch Paraffine (Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, **55** 177).

2) Vgl. hierzu KÜSTER, 1. Aufl. 1903; über die seltenen Ausnahmen vgl. v. GUTTENBERG, Beiträge zur physiol. Anatomie der Pilzgallen 1905; TROTTER, Sulla struttura di micocecidio prosoplastico (Malpighia 1905, **19**).

sind wie benachbarte Zellen im normalen Gewebeverband und sich voneinander nur unter Anwendung von Gewalt trennen lassen[1]).

Eine derartige Vereinigung tritt keineswegs überall da ein, wo lebende Zellen und Gewebe einander berühren und auch mit beträchtlichem Druck sich gegenseitig pressen. Vielmehr setzt der Verwachsungsvorgang bestimmte innere Qualitäten der einander berührenden Teile voraus. Verwachsung ist möglich und pflegt im allgemeinen relativ leicht erreicht zu werden, wenn die beiden Anteile demselben Pflanzenindividuum (autoplastische Transplantation bzw. Verwachsung) oder Angehörigen derselben Spezies (homoplastische Transplantation bzw. Verwachsung) entstammen; bei heteroplastischer Transplantation[2]), d. h. bei Verbindung von Stücken verschiedener Spezies kann zwar ebenfalls Verwachsung eintreten, doch bleibt in der Mehrzahl der Fälle eine solche aus.

Welche inneren Qualitäten der lebendigen Zellen es sind, welche über Zustandekommen oder Ausbleiben einer Verwachsung entscheiden, ist noch völlig unklar.

Selbst dann aber, wenn jene inneren Vorbedingungen, die in der spezifischen Veranlagung der Zellen begründet sind, erfüllt sind, kommt Verwachsung keineswegs immer dann zustande, wenn lebende Gewebe einander berühren oder drücken. Wurzelspitzen, die man mit einem scharfen Schnitt halbiert, und deren Hälften man wieder in Berührung miteinander bringt, verwachsen keineswegs wieder zu einem einheitlichen Gebilde.

Zur Verwachsung befähigt sind vor allem die Kallusgewebe, die an Wundflächen sich zu bilden pflegen. Wenn zwischen zwei einander berührenden Wundflächen die Raumverhältnisse der durch das Trauma bloßgelegten Zellen die Bildung einer Kallusschicht gestatten, so sind damit die Vorbedingungen für das Zustandekommen einer Verwachsung wesentlich verbessert. Der Kallus vermag seinerseits in die zwischen den beiden Gewebeschichten gebliebenen Lücken hineinzuwachsen und die beiden Komponenten mit einer lebendigen Füllmasse zu verbinden.

Die Verwachsung kann eine totale sein, wenn die sich berührenden Flächen in ihrer ganzen Ausdehnung sich miteinander verbinden — oder eine partielle, wenn hier und da an der Kontaktfläche sich Partien finden, die von der Verwachsung aus irgendeinem Grunde dauernd ausgeschlossen bleiben.

Die Verwachsung kann ferner eine mehr oder minder vollkommene sein, insofern als die Kennzeichen der ehemaligen Zweiheit in dem verwachsenen Gewebematerial mehr oder minder gut getilgt werden. Bei totaler Verwachsung kann die Verbindung der beiden Anteile völlig unkenntlich werden, so daß selbst bei mikroskopischer Untersuchung die ehemalige Kontaktfläche nicht mehr zu ermitteln ist; die durch Zusammenfügung entstandenen Zellwände gleichen in solchen Fällen durchaus den bei Teilung der Zellen gebildeten, ja sie können sogar die für die letzteren charakteristischen Tüpfelungen annehmen[3]) (Vöchtings Pfropfungsversuche an *Beta*,

1) Vgl. Figdor, Experimentelle und histologische Studien über die Erscheinung der Verwachsung im Pflanzenreiche (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1891, Abt. I, **100**, 177).

2) Die Termini nach Giard, Y a-t-il antagonisme entre la „greffe“ et la „régénération“ (C. r. soc. biol. 1906, sér. 10, **3**).

3) Vöchting, Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892, 119 ff.; Strasburger, Über Plasmaverbindungen pflanzl. Zellen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, **36**, 493).

STRASBURGERS Veredlung *Solanum tuberosum* und *Hyoscyamus niger*). Selbst Plasmaverbindungen zwischen Reis und Unterlage sind nachweisbar. (STRASBURGERS Pfropfung *Abies nobilis* auf *A. pectinata*[1]).

In anderen Fällen bleibt die Kontaktfläche kenntlich, da an ihr die ehemals freien Membranflächen sich merklich verdicken, ja auch die Radial- und die Innenwände der früher oberflächlich gelegenen Zellen an der Verdickung teilnehmen können[2]).

Bei Erörterung der Rolle, welche die Entwicklung von Leitungsbahnen beim Verwachsungsprozeß spielt, wird auf die Erscheinung unvollkommener Verwachsung zurückzukommen sein. —

Das klassische Objekt zum Studium der Verwachsungserscheinungen sind die Pfropfungen, die Transplantationen jeder Art. Bei ihnen handelt es sich um die gewaltsame Verbindung irgendwelcher lebender Pflanzenteile durch die Hand des Menschen.

Beschränkt bleibt jedoch das Phänomen der Verwachsung keineswegs auf Objekte dieser Art.

Von der Verwachsung der durch Insektenfraß in zwei Spaltschichten zerlegten *Ilex*-Blätter war schon oben die Rede (S. 62); zuweilen sah ich bei ihnen das proliferierende Kallusgewebe des Mesophylls mit der unverändert gebliebenen Epidermis sich verbinden. —

Eine nicht geringe Rolle spielt die Verwachsung bei der Ontogenese der Gallen; das durch parasitäre Infektion veranlaßte kallusähnliche Gewebe, aus dem die frühen Entwicklungsstadien vieler Gallen bestehen, ist in vielen Fällen zur Verwachsung mit gleichartigen Gewebemassen befähigt.

Fig. 175 stellt Querschnitte durch die Galle dar, welche *Tychius crassirostris* auf *Melilotus albus* erzeugt[3]): die beiden einander zugewandten Epidermen des Foliolum proliferieren sehr stark und verwachsen schließlich miteinander.

Weiterhin sind Verwachsungen für die Gallen des *Eriophyes fraxinicola* (auf *Fraxinus excelsior*), für die Umwallungsgallen des *E. diversipunctatus* (auf *Populus tremula*) u. a. m. bekannt. Welche Faktoren in anderen ganz ähnlichen Fällen die Verwachsung verhindern, ist nicht immer klar zu erkennen[4]).

* * *

1) STRASBURGER a. a. O. 1901. — Zweifel an der Richtigkeit seiner Beobachtungen äußern A. MEYER und E. SCHMIDT (Über die gegenseitige Beeinflussung der Symbionten und heteroplastische Transplantation usw. Flora 1910, **100**, 317): sie schließen aus dem morphologischen Verhalten der Pfropfsymbionten, daß selbst bei guter Verwachsung eine Plasmaverbindung zwischen jenen fehle, und halten Plasmaverbindung nur bei auto- und homoplastischer Pfropfung für wahrscheinlich. NĚMEC (Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw. 1910, 241) ist der Meinung, daß von einem „wirklichen Verwachsen heterogener Gewebe“ erst dann gesprochen werden kann, wenn Plasmodesmen nachweisbar sind. Zu einer derart innigen Vereinigung sollen aber nur gesunde Zellen befähigt sein. „Jede gewaltsame Störung der Kern- und Zellteilung, ebenso Verwundungen, welche bei Kernübertritten stattfinden, versetzen die Zellen in einen krankhaften Zustand, der ihr ein Verwachsen mit einer artfremden Nachbarzelle recht schwer macht.“ Untersuchungen über die etwaigen feineren Unterschiede im Verhalten der Zellen bei auto-, homo- und heteroplastischer Transplantation bzw. Verwachsung liegen noch nicht vor. —

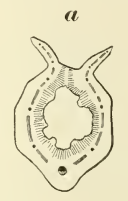
2) VÖCHTING, a. a. O. 1892, 114 ff.

3) Vgl. ROSS, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Biologie deutscher Gallbildungen I (Ber. d. D. bot. Ges. 1910, **28**, 228).

4) Vgl. KÜSTER, Die Gallen der Pflanzen, 1911, 189.

Alle geschilderten Vorgänge des Kontaktes, der Verschmelzung, der plasmodesmischen Vereinigung genügen aber in sehr vielen Fällen nicht, um bei Pfropfungen u. ähnl. aus Reis und Unterlage eine dauernd existenzfähige Verbindung, eine ernährungsphysiologische Einheit hervorgehen zu lassen[1]). Hierzu bedarf es noch der Verbindung durch Leitbündel. Diese wird auf demselben Wege erreicht, auf dem einheitliches Kallusgewebe sich mit Leitbündeln ausstattet (S. 70), oder die Reparation unterbrochener Leitungsbahnen erfolgt (S. 144); namentlich aber treten die Kambien der miteinander verwachsenen Achsenstücke miteinander in Verbindung und liefern zusammenhängende Xylem- und Phloemschichten.

Von großem Interesse ist der von Schubert erbrachte Nachweis, daß bei Monokotylenpfropfungen zwar Kallus gebildet wird, daß auch die Kallusmassen an der Kontaktfläche der Pfropfsymbionten miteinander verwachsen, und diese wochen- und monatelang am Leben bleiben können, — daß aber keine Leitbündelverbindungen entstehen, und daher die Pfropfung niemals zu dauerfähigen Verbindungen führt[2]). Wie der Anschluß der trachealen Elemente in den beiden Pfropfsymbionten erfolgt, ist wiederholt beschrieben und abgebildet worden; was die Phloemelemente betrifft, so sind wir über die entsprechenden Vorgänge nur sehr unvollkommen unterrichtet.



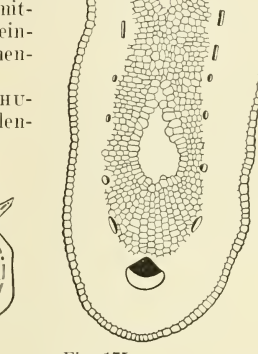


Fig. 175.
Verwachsung von Gallengewebe: *Tychius crassirostris* auf den Blättchen von *Melilotus albus*; *a* ein gefaltetes Foliolum bei schwacher, *b* ein ähnliches bei starker Vergrößerung. Nach Ross.

Die Wirkungen derjenigen Pfropfungsvorgänge, bei welchen die Sproßpole der beiden Symbionten oder ihre beiden Wurzelpole mit einander verbunden werden, hat namentlich Vöchting[3]) eingehend untersucht. Die Störungen im Faserverlauf, die bei inverser Pfropfverbindung bemerkbar wurden, hat Vöchting durch die Polarität der Zellen zu erklären versucht. Vöchting hob aus Rüben würfelförmige Stücke heraus und ließ sie in um-

1) Zahlreiche Einzelheiten über die nach Okulieren oder Pfropfung sich abspielenden Verwachsungsvorgänge geben Schmitthenner, Über histologische Vorgänge bei Okulationen und Kopulationen (Verhandl. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. 1907, **39**); Ohmann, Über die Art und das Zustandekommen der Verwachsung zweier Pfropfsymbionten (Zentralbl. f. Bakt. 1908, Abt. II, **21**, 232); Herse, Beiträge zur Kenntnis der histologischen Erscheinungen bei der Veredlung der Obstbäume (Landwirtschaftl. Jahrb. 1908, **37**, Ergänzungsbd. **4**, 71); Steffen, Histologische Vorgänge beim Veredeln usw. (Dissertation, Würzburg 1908).

2) Schubert, O., Bedingungen zur Stecklingsbildung und Pfropfung von Monokotylen (Zentralbl. f. Bakt. 1913, Abt. II, **38**, 309).

3) Vöchting, Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.

gekehrter Stellung, bei der oben und unten vertauscht waren, wieder einheilen, oder operierte mit verkehrt eingesetzten rechteckigen Rindenstückchen, die aus *Cydonia*-Zweigen herausgeschnitten worden waren. In ähnlicher Weise wie bei normal orientierter Transplantation entstehen zwar auch bei inverser Pfropfung neue Gefäßbündelverbindungen, aber VÖCHTING sah diese sich umbiegen und sich seitlich an die bereits vorhandenen Elemente anlegen (Fig. 176), so daß sie mit diesen gleiche Orientierung bekamen. Die Anomalien im Wachstum der trachealen Elemente führen zur Bildung knäuelartiger Aggregate und veranlassen unter Umständen sogar die Entstehung von Geschwülsten an den Pfropfstellen.

Ebenso wie in der Längsrichtung, besteht auch in der Richtung des Radius eine Polarität, die auf Pfropfungs- und Verwachsungsvorgänge Einfluß ausübt. Werden die Gewebewürfel der Rübe derart in ihre Höhlungen wieder eingesetzt, daß außen und innen vertauscht sind, so entstehen ähnliche Strukturbilder wie nach Inversion der ersten Art.

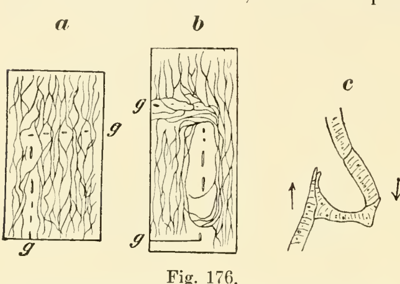


Fig. 176.
Leitbündelverbindung nach normaler und inverser Transplantation. *a* Leitbündelverlauf nach normaler Einfügung des Pfropfstückes (Rübe); die Grenzen des letzteren sind bei *g—g* durch die Unterbrechungen in der Verwachsungsfläche kenntlich geblieben. *b* Leitbündelverlauf bei longitudinal-inverser Einfügung (Rübe); Vereinigungen der Gefäßbündel sind fast nur auf der Längsseite zu finden. *c* Inverse Transplantation bei *Cydonia japonica*; zwei Gefäßreihen, die ihre Wurzelpole einander zukehren; eine gekrümmte Gefäßzelle stellt die Verbindung zwischen ihnen her. Nach VÖCHTING.

Wir werden auf die Lehre von der Polarität der Zellen und ihrer Wirkung auf die Gewebestruktur in dem der Entwicklungsmechanik gewidmeten Abschnitt zurückkommen.

Die Grenze zwischen Pfropfreis und Unterlage bleibt oft noch viele Jahre lang erkennbar; namentlich ist auf Längsschnitten durch den Holzkörper eine Zone abweichend gebauten Gewebes sichtbar, die GÖPPERT als Demarkationslinie bezeichnet hat, und die vor allem durch abnormen Faserverlauf gekennzeichnet wird (vgl. Fig. 177); sie erscheint an homo- und heteroplastischen Transplantationen[1]).

Auch bei Thallophyten tritt Zellen- und Gewebeverwachsung ein. Gewebeverwachsungen abnormer Art (*Rhodymenia, Griffithsia* u. a.) sind bei vielen Meeresalgen häufig. Über die histologischen Veränderungen, die sich an den miteinander verbindenden Flächen abspielen, hat TOBLER[2]) einige Mitteilungen zusammengestellt.

---

1) GÖPPERT, Über innere Vorgänge beim Veredeln der Bäume und Sträucher, 1874. OHMANN, Über die Art und das Zustandekommen der Verwachsung zweier Pfropfsymbionten (Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, 1908, **21**, 232, 246).

2) TOBLER, Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform (Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, **39**, 527); Zur Morphologie und Entwicklung von Verwachsungen im Algenthallus (Flora 1907, **97**, 299).

Je nach der Gewebetextur eines Pflanzenkörpers wird man dem Terminus „Verwachsung“ verschiedenen Sinn beizumessen haben. Daß die aus Hyphengeflecht bestehenden Fruchtkörper der Pilze leicht miteinander „verwachsen“, lehrt z. B. die Beobachtung der Polyporeen (*Polyporus versicolor* u. a.); selbst Fruchtkörper verschiedenartiger Pilze können miteinander verwachsen[1]).

* * *

Nicht nur Organe, die durchweg aus lebenden Zellen bestehen, können miteinander verwachsen, sondern auch die mit Kork und Borke, d. h. mit umfänglichen Schichten toter Gewebe bekleideten. Das lehren die Ablaktationen, die man überaus zahlreich namentlich in manchen Buchenwäldern, aber auch in Eichen- und Kiefernbeständen findet, und die Verwachsungen der den Waldboden durchziehenden Baumwurzeln ebenso deutlich wie die Überwallungswülste, die über Astlöchern oder Wunden anderer Art sich schließlich miteinander verbinden[2]). In allen diesen Fällen kann eine Verwachsung nur dann eintreten, wenn die oberflächlichen toten Schichten in der einen oder anderen Weise beseitigt werden.

Fig. 177.
Demarkationslinie. Pfropfung von *Ulmus vegeta* auf *Ulmus montana*. Das Reis ist stärker in die Dicke gewachsen als die Unterlage; daher bei *B* scheinbar direkter Übergang der Holz- in die Rindenelemente. Nach OHMANN.

Lösung nekrotischer Gewebeanteile. Überall da, wo einzelne Zellen oder Zellengruppen inmitten des lebenden Gewebes absterben, wölben sich die überlebenden Zellen mehr oder weniger in den Raum vor, welchen die abgestorbenen Nachbarzellen füllten, — ja sie können sogar thyllenartig in ihn vorwachsen und dabei das tote Material kräftig zusammendrücken. Dergleichen beobachtet man z. B. sehr deutlich nach der Nekrose der Schließzellen oder Schließzellenpaare, die schließlich zu schmalen, kaum noch als Stomata erkennbaren Zellulosestreifen zusammengepreßt werden.

1) Vgl. LUTZ, Sur un cas de soudure entre deux champignons (Bolets) d'espèces différentes (Bull. soc. mycol. de France 1912, **28**, 50; betrifft *Boletus erythropus* und *Boletus badius*.

2) Vgl. GÖPPERT, Beobachtungen über das sogenannte Überwallen der Tannenstöcke, Bonn 1842. SEIDEL, Über Verwachsungen von Stämmen und Zweigen von Holzgewächsen und ihren Einfluß auf das Dickenwachstum der betreffenden Teile (Sitzungsber. Naturwiss. Ges. Dresden 1879, 161). FRANKE, Beiträge zur Kenntnis der Wurzelverwachsungen (Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1883, **3**, H. 3, 307). KÜSTER, Über Stammverwachsungen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, **33**, 487). Die verschiedenen Formen, die durch Verwachsung mehrerer Baumindividuen zustande kommen, hat z. B. KANNGIESSER (Verwachsungen, Allg. Forst- und Jagdzeitg. 1910, 123) beschrieben: Henkelbäume, zweibeinige Bäume, Querriegelbäume usw.

Inwieweit in diesen und ähnlichen Fällen das tote Material stofflich unter der Einwirkung der benachbarten lebenden Zellen verändert und resorbiert wird, ist noch nicht hinreichend klar gelegt. Unzweifelhaft ist aber, daß eine derartige Resorption im Pflanzenkörper stattfinden kann und selbst die Membranen dabei verschwinden können.

Untersuchungen hierüber legt namentlich das Verhalten der Kalluswülste nahe, die an Ringelwunden entstehen, bei hinreichend kräftiger Entwicklung zu gegenseitiger Berührung kommen und trotz der sie trennenden Schicht oberflächlichen toten Gewebes — Korkes oder anderen nekrotischen Zellenmaterials — miteinander verwachsen. Diese Verwachsung wird entweder dadurch ermöglicht, daß durch ungleichmäßiges Wachstum der Kallusgewebe die trennende tote Gewebeschicht durchbrochen wird[1]) — alsdann sieht man diese gleichsam allerhand Verwerfungen durchmachen — oder dadurch, daß wenigstens stellenweise das tote Gewebe auf dem Wege der Lösung verschwindet[2]). „An einer oder mehreren bestimmten Stellen der Korkplatte, meist in der Mitte oder gegen den Stamm zu, beginnt der Kork sich in gewisser Weise zu verändern. Die Zellwände parallel zur Korkplatte werden dünner, durchsichtiger; auch der im Innern eingeschlossene, ganz dunkelbraune Kern von zerdrückten, früher äußersten Korkzellen färbt sich an jenen Stellen etwas heller; die Auflösung des Korkes beginnt. Die Produktion des Lösungsmittels geschieht wahrscheinlich in den angrenzenden Rindenpartien bzw. den jüngst angelegten Korkzellen. Allmählich verschwindet zuerst der innere, braune Kern, und die eigentlichen Korkschichten schließen sich zusammen. Diese werden nun von außen an abgetragen. In die entstandenen Lücken dringt von beiden Seiten das Rindenparenchym vor, bis nach Schwinden der letzten Korklage eine Vereinigung beider parenchymatischer Teile erfolgt. Nun hat man zwei einander gegenüberstehende Reste der Korkplatte, bzw. mehrere Korkinseln im Parenchym, die aber stets von einem völlig geschlossenen Mantel von jugendlichen Korkzellen umgeben sind, da in einer bestimmten Zone, am äußersten Rande, in dem Maße als die Korkzellen aufgelöst werden, sich nach innen immer neue Korkzellen bilden. Die Auflösung des Korkes geht stets nur an denjenigen Stellen vor sich, wo sie begonnen hat, nämlich am Rande jener Korkinseln. Diese schmelzen dadurch mehr und mehr ab, bis auf diese Weise die ganze Korkplatte aufgelöst und resorbiert ist. An der Grenze zwischen dem Kallus und dem alten Holz bleiben indessen fast stets einige deutliche Reste der Korkplatte übrig. Dadurch ist es möglich, selbst an längst vernarbten Wunden die Stelle zu bestimmen, wo die Vereinigung der Wundränder einst stattgefunden hat."

Ähnliche Beobachtungen wie Mäule[3]), dessen Bericht hier wiedergegeben ist, sammelte Krieg, der auf die Erfüllung der toten Korkzellen durch thyllenartig wachsende Nachbarzellen besonderen Nachdruck legt[4]).

1) Vgl. Ohmann, M., Über die Art und das Zustandekommen der Verwachsung zweier Pfropfhybriden (Zentralbl. f. Bakt. 1908, Abt. II, **21**, 232).

2) Einen weiteren ähnlichen Modus der Korkdurchbrechung bzw. der Durchbrechung irgendwelcher, die Symbionten trennenden toten Schichten findet Ohmann a. a. O. darin, daß einzelne Zellen unter gleitendem Wachstum in jene vordringen können. Genauere Untersuchung des Vorganges steht noch aus.

3) Mäule, C., Der Faserverlauf im Wundholz. Eine anatomische Untersuchung (Bibl. bot. 1895, **33**, 30).

4) Krieg, A., Beiträge zur Kenntnis der Kallus- und Wundholzbildung geringelter Zweige und deren histologische Veränderungen. Würzburg 1908.

Wenn dünne Lagen toten Gewebes resorbiert werden können, besteht die Möglichkeit gleichen Schicksals wohl auch für voluminöse Einschlüsse nekrotischen Materials, wie sie nach Kontakt und während der Verwachsung alter Wurzeln, Stämme und Äste eingeschlossen und zunächst noch viele Jahre nach der Verwachsung wiedergefunden werden. GÖPPERT findet, daß sie „auf eine freilich schwer begreifliche Weise endlich ganz verschwinden"[1]; andere Autoren fanden bei allen Verwachsungen wenigstens kleine Einschlüsse toten Materials noch vor[2]. Die Frage, ob auch voluminöse tote Einschlüsse resorbiert werden können, muß noch als offen betrachtet werden.

* * *

Bei der Verwachsung bleiben die Membranen der miteinander sich verbindenden Zellen erhalten, und die Protoplasten kommen höchstens durch Plasmodesmen in unmittelbare Berührung miteinander. Bei der Zellfusion werden die trennenden Membranen durch Lösung ganz oder teilweise beseitigt, und der lebendige Inhalt benachbarter Zellen fließt zu mehr oder minder umfänglichen Symplasten zusammen.

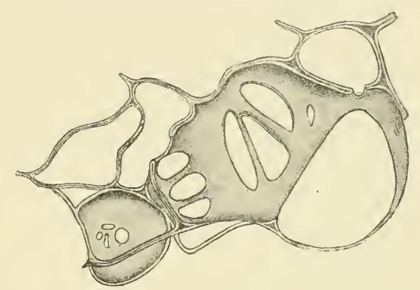


Fig. 178.
Zellfusion. Siebartige Durchbrechung der Membranen (*Urophlyctis pulposa* auf *Chenopodium rubrum*). Nach P. MAGNUS.

Über normale Fusion lebender Protoplasten sind wir durch die Ontogenie der Siebröhren, der gegliederten Milchröhren, durch die Vorgänge sexueller Zellverschmelzung informiert.

Daß experimentell Protoplasten zur Fusion gebracht werden können, die normalerweise selbständig bleiben, läßt sich nach gewaltsamer Trennung des Plasmas von den Membranen und nach Beseitigung der letzteren zeigen[3].

Die pathologische Pflanzenanatomie kennt eine Reihe von Fällen, in welchen durch Zellwand lösende Fermente Membranen oder Membranstücke beseitigt und Fusionen ermöglicht werden.

KUSANO und BALLY[4] fanden, daß Synchytrien die Membranen der Wirtszellen lösen und Symplasten mit hoher Kernzahl durch Fusion zahlreicher einkerniger Elemente zustande kommen lassen. Der von P. MAGNUS beschriebene Fall[5] (*Urophlyctis pulposa* auf *Chenopodium rubrum*) ist durch die Entstehung siebartiger Membranperforationen ausgezeichnet (Fig. 178).

1) GÖPPERT, a. a. O. 1842.

2) KÜSTER, a. a. O. 1899.

3) KÜSTER, Methode zur Gewinnung abnorm großer Protoplasten (Festschrift f. ROUX, Arch. f. Entwicklungsmech. 1910, **30**, 351).

4) KUSANO, On the cytology of *Synchytrium* (Zentralbl. f. Bakt. 1907, Abt. II, **19**, 538); BALLY, Zytologische Studien an Chytridineen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1912, **50**, 95).

5) MAGNUS, P., On some species of the genus *Urophlyctis* (Ann. of bot. 1897, **41**, 87). Über eine neue unterirdisch lebende Art der Gattung *Urophlyctis* (Ber. d. D. bot. Ges. 1901, **19**, [145]).

Nach Infektion durch *Heterodera radicicola* (an *Beta*) erfahren die Zellen nicht nur starkes Wachstum (Riesenzellen, s. o. S. 257) und Teilung, sondern es bilden sich in den Wänden Perforationen, welche benachbarte Zellen miteinander verbinden, und durch welche, wie NĚMEC angibt, auch Kerne passieren können. — Nach Infektion durch *H. Schachtii* entstehen abnorm große Zellen nicht durch Wachstum, sondern durch Fusion mehrerer benachbarter Zellen normaler Größe[1]).

Ob die membranlösenden Stoffe von den Parasiten geliefert oder von den Wirtszellen selbst hergestellt werden, wird sich nur schwer mit Sicherheit entscheiden lassen.

7. Spaltung der Gewebe.

Daß benachbarte Zellen, die anfänglich mit allen Teilen ihrer Oberfläche einander berührten, sich stellenweise von einander trennen und Interzellularräume in dem bis dahin lückenlosen Verbande sichtbar werden lassen, daß ferner diese sich mehr und mehr vergrößern, oder gar die Zellen sich gänzlich voneinander trennen, und vollkommene Mazeration eintritt, ist im normalen und abnormen Leben der Pflanzengewebe eine häufige Erscheinung, bei der es sich stets um eine partielle oder völlige Aufspaltung der benachbarte Zellen trennenden Wandstücke handelt.

Bei den Nostokazeen, den Konjugaten, den Oidienfäden der Erysipheen und vielen anderen niederen Organismen leitet der Zerfall von Zellreihen in ihre einzelnen Elemente eine Vermehrung der Organismen ein. Die Mechanik des Vorganges hat BENECKE[2]) für fadenbildende Konjugaten eingehend studiert: benachbarte Zellen der Algen liegen nach BENECKE frei nebeneinander und werden nur durch ein die ganze Zellenreihe umspannendes kutikulaähnliches Häutchen zusammengehalten: zerreißt dieses, so zerfällt der Faden in seine einzelnen Zellenstücke. Derartige Sprengungen der äußersten Schicht können sowohl als Folge hinreichend starker Turgorsteigerung eintreten, als auch nach Rückgang des Turgors in einzelnen Zellen, der die benachbarten lebendigen Elemente sich dann vorwölben läßt und die Kutikula zum Reißen bringen kann.

Unter abnormen Existenzbedingungen (Mangel an Nährsalzen, Mangel an Feuchtigkeit) sah KLEBS analoge Zerfallserscheinungen bei *Hormidium nitens*[3]) eintreten, und TOBLER sah eine Rotalge, *Dasya elegans*, bei künstlicher Kultur in einzelne Zellen zerfallen[4]).

Durch hohen Turgordruck und durch Wachstum werden die Lockerung der Zellen und die Entstehung von Interzellularräumen befördert; das ist von der Struktur der Wasserpflanzen her bekannt und wiederholt sich bei den Geweben von Pflanzen, die in abnorm feuchter Atmosphäre oder bei Berührung mit Wasser sich entwickeln, und deren Struktur in dem Sinne

---

1) NĚMEC, Über die Nematodenkrankheit der Zuckerrübe (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1911, **21**, 1).

2) BENECKE, Mechanismus und Biologie des Zerfalls der Konjugatenfäden in die einzelnen Zellen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, **32**, 453). Siehe auch FABER, *Spirogyra tjibodensis* n. sp. (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1912, sér. II, **11**, 258).

3) KLEBS, Über die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896, 331.

4) TOBLER, Zerfall und Reproduktionsvermögen des Thallus einer Rhodomelacee (Ber. d. D. bot. Ges. 1902, **20**, 351).

beeinflußt zu werden pflegt, daß die zwischen den Zellen liegenden Interstitien besonders groß werden.

Daß lebende vegetative Zellen sich voneinander trennen, tritt zwar auch bei höheren Pflanzen gelegentlich als normaler Vorgang ein (Ablösung der Blütenblätter vieler Pflanzen, Zerfall der „Futterhaare" und ähnl.)[1]. Im allgemeinen aber haben die weitgehende Lockerung der Zellen voneinander und der ihr folgende Prozeß der vitalen Mazeration bei ihnen durchaus pathologischen Charakter. Leicht zugängliche Beispiele geben die hyperhydrischen Gewebe ab, deren Reichtum an Interzellularräumen schon ihr schneeig weißer Glanz verrät, und deren Neigung zu völliger Mazeration namentlich bei den Lentizellenwucherungen und den ihnen ähnlichen Wucherungen an der Durchbruchstelle von Wurzeln und Knospen (vgl. Fig. 24) ohne weiteres erkannt wird.

In diesem Zusammenhange sind auch gewisse Fälle abnormen Laubfalles zu erwähnen: der Aufenthalt im dampfgesättigten Raume vermag, wie bekannt, die Loslösung der Blätter zu beschleunigen. Ebenso wie bei Entstehung der lockeren hyperhydrischen Gewebe handelt es sich auch hier um besondere Steigerung des Turgors in den der Trennungsschicht angehörigen Zellen, so daß vorzeitige Lösung der Zellen voneinander bewirkt wird. Derselbe Mechanismus des Laubfalls ist auch unter normalen Lebensbedingungen wirksam[2].

Durch spontane Mazeration werden die beutelförmigen Blattgallen, welche *Oligotrophus bursarius* auf *Glechoma hederacea* erzeugt, von ihrem Substrat abgelöst, indem an der Grenzzone zwischen den Gallen und den normal gebliebenen Spreitenteilen die Zellen sich abrunden, und das Gewebe zerfällt[3].

Dieselbe Turgorerhöhung und die gleichen Folgen, wie sie nach Zuführung von Wasser erfolgen, lassen sich, wie O. Richter gezeigt hat, auch auf anderem Wege erreichen. In einer Kampferatmosphäre gehen die Parenchymzellen der Kartoffelknolle in einer 3—5 mm breiten Zone von außen her völlig aus ihrem Verbande[4] und erfahren „Mazeration bei lebendigem Leibe".

Im Grunde eine ganz ähnliche Erscheinung liegt vor, wenn zwar keine Isolierung der einzelnen Zellen, aber doch Aufreißen ganzer Organe infolge der durch Turgorerhöhung bedingten Gewebespannungen erfolgt. Die Versuchspflanzen O. Richters zeigen dieselben gewaltsamen Zerreißungen der Achsen, die man nach Benetzung an Blütenschäften, an krautigen vegetativen Achsenorganen usw. bekanntlich leicht hervorrufen und nach Regengüssen auch in freier Natur oft genug beobachten kann.

Ein anderer Modus der Gewebespannungssteigerung und der Gewebeaufspaltung liegt dann vor, wenn benachbarte Gewebeanteile durch ungleich intensives Wachstum gezwungen werden, sich voneinander zu trennen. Zur Bildung großer Interzellularräume kommt es bei der Entstehung

---

1) Vgl. z. B. Janse, Imitierte Pollenkörner bei *Maxillaria* sp. (Ber. d. D. bot. Ges. 1886, **4**, 277); Penzig, Sopra un nuovo caso d'imitazione di polline (Atti della soc. lig. di sc. nat. e geogr. **6**).

2) Vgl. z. B. Wiesner, J., Über Frostlaubfall nebst Bemerkungen über die Mechanik der Blattablösung (Ber. d. D. bot. Ges. 1905, **23**, 49).

3) Küster, Gallen der Pflanzen 1911, 197.

4) Richter, O., Über Turgorsteigerung in der Atmosphäre von Narkotika (Lotos 1908, **56**, H. 3).

vieler Gallen: die jugendlichen Produkte des *Oligotrophus Reaumurianus* (auf *Tilia*) werden oft durch einen umfangreichen Interzellularraum, der parallel zur Oberfläche des infizierten Organs verläuft, unvollkommen gespalten; über ähnliche Spaltungen in den Gallen des *Eriophyes similis* gibt Fig. 105*d* Aufschluß; wenn *Eriophyes padi*, welcher im allgemeinen die Blattspreiten von *Prunus padus* infiziert, ausnahmsweise sich auf Stielen oder Achsenteilen seines Wirtes betätigt, so heben sich die zu starkem Wachstum angeregten äußeren Gewebelagen von den tiefer liegenden, am Wachstum nicht oder nur weniger beteiligten ab, so daß eine umfangreiche, hohle Gewebefalte zustande kommt[1]). Einen extremen

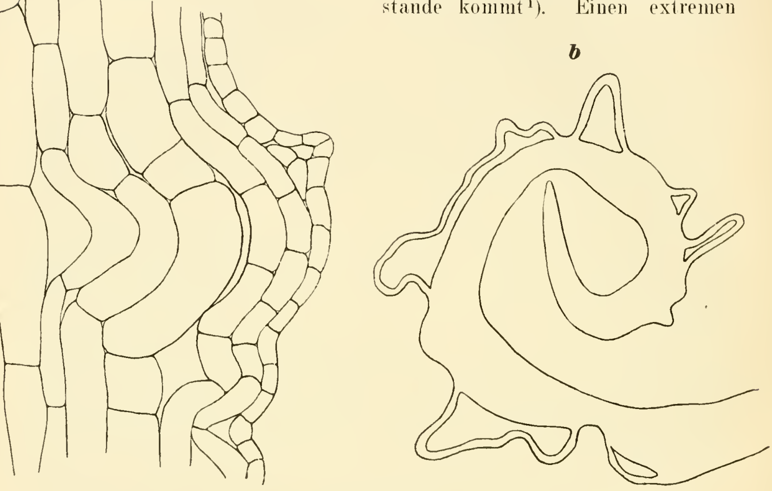


Fig. 179.
Ablösung der äußeren Gewebelagen nach intensivem Wachstum. *a* Längsschnitt durch eine im dampfgesättigten Raum entwickelte Achse von *Fuchsia globosa*; die Epidermis und die ihr anliegenden Grundgewebsschichten haben sich faltenförmig abgehoben. *b* Gallen des *Epitrimerus trilobus* auf *Sambucus nigra*; nur die Epidermis hat Falten geworfen.

Fall, in dem nur die Epidermis sich in sehr hohen Falten abhebt (*Epitrimerus* auf *Sambucus*), stellt Fig. 179*b* dar.

Durchaus die nämlichen Folgen haben abnorme Differenzen in der Wachstumsintensität bei besonders üppig wachsenden Zweigen der Kirsch- und Apfelbäume: die peripherischen Rindenlagen können bei diesen zuweilen so starkes Flächenwachstum erfahren, daß sie sich von den inneren ablösen[2]). Jugendliche krautige Sprosse, die sich im dampfgesättigten Raum entwickeln, zeigen sich an ihrer Oberfläche zuweilen deutlich quer gerunzelt: an diesen Stellen sind Epidermis und die ihr anliegenden Grundgewebslagen

1) Weitere Beispiele bei Küster, Gallen der Pflanzen 1911, 187. 188.

2) Sorauer, Die mechanischen Wirkungen des Frostes (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 43).

in der Richtung der Organoberfläche besonders lebhaft gewachsen; die tiefer liegenden Schichten haben an diesem Wachstum nicht mit gleicher Intensität teilgenommen, so daß die Bildung einer sich abhebenden Falte und eines großen schizogenen Interzellularraumes nicht ausbleiben konnte (Fig. 179 *a*). Absonderliche Faltenbildungen der Epidermis, deren Zellen bei dem starken Wachstum parallel zur Oberfläche sich durch perikline Wände mehrfach teilen können, beobachtete SCHRÖDER an dekapitierten *Helianthus*-Pflanzen[1]).

Auf ungleich lebhaftes Wachstum (parallel zur Oberfläche des Organs), das zu abnormen Spannungen und zu Zerreißungen führt, will GERTZ die Entstehung epiphyller Aszidien zurückführen[2]). Nachprüfung dieser nicht sonderlich einleuchtenden Angaben steht noch aus.

Von den Zellenformen, welche das ungleich starke Wachstum benachbarter Zellenschichten und das den trägeren aufgenötigte „passive" Wachstum zustande bringen, war schon oben (Fig. 91) die Rede.

Gröbliche Zerreißungen der Gewebe spielen bei der „endogenen" Entwicklung vieler Intumeszenzen eine große Rolle, indem mächtig heranwachsende Grundgewebszellen die über ihnen liegende Epidermis sprengen (Fig. 19); lokale Wucherungen im Mark oder im Gefäßbündelgewebe, wie sie nach Verwundung, nach Frostwirkung oder nach Infektion durch Parasiten zustande kommen können, zerreißen die am Wachstum nicht teilnehmenden äußeren Lagen; von den Gewebezerstörungen, welche die Entwicklung endogener Gallen begleiten, war schon oben die Rede (S. 155, Fig. 95 u. a.). Daß dieselben Zerstörungen auch von den im Pflanzenkörper sich entwickelten Parasiten (Äzidien, Uredo- und Teleutosporenlager, Konidienlager der *Albugo candida* usw.) ausgehen, ist bekannt.

Über die Dehiszenz der Gallen und die bei ihr auftretenden Gewebezerreißungen (Fig. 122) haben wir bereits früher gesprochen (S. 187).

Noch nicht näher erforscht ist die Mechanik der Gewebetrennung, die bei Entstehung der Frostblasen (s. o. S. 63) die Epidermis vom Mesophyll oder die Schichten der letzteren voneinander über ansehnliche Flächen hin abspaltet oder namentlich Kollenchym und andere dickwandige Gewebemassen von benachbarten zartwandigen, das Xylem von dem weichen Phloem usw. trennt. Auch hierbei entstehen enorme, allseits von lebenden Zellen ausgekleidete Interzellularräume, von deren Füllung durch Kallusgewebe schon früher zu sprechen war (Fig. 29). SORAUER nimmt an, daß in erster Linie Spannungsdifferenzen zwischen den harten und weichen, den wenig und stark kontrahierbaren Gewebemassen die Trennung der einen von den anderen verursachen, und erklärt auf diese Weise auch die Lösung der Epidermis von dem zartwandigen Mesophyll[3]). Andererseits ist die spaltende Wirkung der in Interzellularräumen sich bildenden Eismassen nicht zu unterschätzen; NOACK fand in der Tat bei Frostblasen die hohlen Räume mit Eis erfüllt[4]). Erneute Prüfung der Frage nach der gewebespaltenden Kraft des Eises wäre erwünscht.

---

1) SCHRÖDER, W., Zur experimentellen Anatomie von *Helianthus annuus*. Dissertation, Göttingen 1912, Fig. 6.

2) GERTZ, Epifylla ascidier hos *Lappa minor* (SCHKUKS) D. C. (Bot. Not. 1909 vgl. Bot. Zentralbl. 1909, **111**, 97).

3) SORAUER, Frostblasen an Blättern (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1902, 44); Die mechanischen Wirkungen des Frostes (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 43).

4) NOACK, Über Frostblasen und ihre Entstehung (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1905, 29).

Trennung der Zellen auf chemischem Wege wird nach WIESNERS Vorstellungen beim Frostlaubfall anzunehmen zulässig sein: nach WIESNER[1]) tötet der Frost die bis dahin lebenden Zellen der Trennungsschicht, der saure Inhalt der Zellen erreicht auf dem Wege der Diffusion die Mittellamellen und löst diese, so daß Zerfall des Gewebes erfolgt.

Auch die Gewebespaltungen, die bei Amygdaleen häufig sind, und schließlich nach Trennung der Epidermis vom Mesophyll und der einzelnen Zellen voneinander namentlich bei *Prunus cerasus* zum Phänomen des „Milchglanzes" führen, sind auf Lösung der Mittellamellen zurückzuführen[2]).

8. Degeneration, Nekrose, Zytolyse.

Als Degenerations- oder Desorganisationserscheinungen bezeichnen wir vor allem diejenigen strukturellen und chemischen Veränderungen, welche Zellen oder Teile von solchen unmittelbar vor ihrem Absterben durchmachen. Die Desorganisation des Zytoplasmas, des Zellkernes usw. sind oft die ersten Todesanzeichen. Ist der Tod der Zelle oder Zellenteile ein physiologischer, so werden wir von physiologischer Degeneration Desorganisation) sprechen (Entstehung der Gefäße, des Korkes, herbstlicher Tod der Laubbaumblätter usw.), anderenfalls von einer pathologischen. Die Symptome stimmen bei dieser und jener in mehr als einem Punkte überein.

Die Degeneration oder Desorganisation von Zellen und Zellenanteilen ist im allgemeinen irreversibel, eben schon deswegen, weil sie dem Tode vorauszugehen pflegt. Doch liegt kein Grund vor, in denjenigen Fällen, in welchen die degenerierenden Anteile gerettet und die bereits erfolgten Veränderungen wieder rückgängig gemacht werden, die Termini Degeneration oder Desorganisation zu vermeiden. Davon, welche Degenerationserscheinungen noch heilbar d. h. reversibel sind, haben wir übrigens bisher nur ganz unvollkommene Kenntnis.

Die Nekrose oder das Absterben der Zellen bildet gleichsam das letzte Glied in der Reihe der Degenerationsprozesse und kann eine Reihe weiterer Veränderungen der Zelle und Zellenteile, postmortale Zersetzungs- und Zerfallserscheinungen, einleiten[3]). —

In den folgenden Zeilen haben wir es nur mit pathologischen Degenerations- oder Desorganisationserscheinungen zu tun und auch diese sollen nur eine ganz kurze Behandlung finden — unsere Kenntnis von ihnen ist noch in jeder Beziehung höchst lückenhaft, und überdies handelt es sich bei ihnen zumeist um „zytologische" Fragen, die ohnedies nicht mehr in den

---

1) WIESNER, a. a. O. 1905.

2) Vgl. ADERHOLD, Notizen über einige im vorigen Sommer beobachtete Pflanzenkrankheiten (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1895, **5**, 86); RUHLAND, Zur Physiologie der Gummibildung bei den Amygdaleen (Ber. d. D. bot. Ges. 1907, **25**, 302, 308); GÜSSOW, Der Milchglanz der Obstbäume (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1912, **22**, 385; dort weitere Literaturangaben).

3) VERWORN definiert als Nekrobiose diejenigen Prozesse, die mit einer unheilbaren Schädigung des normalen Lebens beginnend schneller oder langsamer zum unvermeidlichen Tode führen (Allg. Phys., 5. Aufl., 1909, 380); ich möchte bei den nachfolgenden Erörterungen über Degeneration und Desorganisation auf die Unheilbarkeit der Schädigungen und die Unvermeidlichkeit des Todes nicht denselben Wert legen wie VERWORN bei Formulierung seiner Definition.

Rahmen der vorliegenden Darstellung gehören[1]). Einige kurze Hinweise auf eine Reihe wichtiger Beobachtungen werden eine zusammenfassende Darstellung des Stoffes hier ersetzen müssen. —

* * *

Zellen aller Art und aller Organe können der Desorganisation anheimfallen und durch Faktoren der verschiedensten Art zu dieser gebracht werden. Allerdings ist die Widerstandsfähigkeit, mit welcher verschiedenartige Zellen physikalischen und chemischen Agentien widerstehen, bis Anzeichen der Degeneration in ihnen sichtbar werden, oder sie schließlich gänzlich erliegen, sehr ungleich. Zellen verschiedenen Alters reagieren ungleich; im allgemeinen scheinen jugendliche Zellen widerstandsfähiger als alte zu sein, doch werden auch Beispiele für das umgekehrte Verhalten zu erbringen sein. Nach ihren histologischen Charakteren sehen wir die Zellen auch hinsichtlich der Desorganisation sich unterscheiden: entwickelte Schließzellen erweisen sich z. B. widerstandsfähiger als die sie umgebenden Epidermiszellen[2]). Andererseits finden wir, daß während der Entwicklung der Epidermen Schließzellen vielfach obliterieren, d. h. zugrunde gehen, während die ihnen anliegenden Epidermiszellen sich normal entwickeln; ähnlich steht es um das Obliterieren von Embryosäcken bei Bastardpflanzen[3]) u. a. m. Die Zellen der Haare sind vielfach empfindlicher als die übrigen Zellformen der Epidermis; es ist bekannt, daß bei vielen Pflanzenorganen die Haare frühzeitig absterben, während die ihnen anliegenden Epidermiszellen am Leben bleiben. Daß kernlose Zellen eine beschränkte Lebensdauer haben, daß sie minder widerstandsfähig sind als kernhaltige, haben GERASSIMOFF u. a. gezeigt (s. o. S. 268); andererseits sind Zellen mit allzu reichlichem Kernvorrat gefährdet, wie NĚMECS Studien über die syndiploiden Zellen gezeigt haben[4]). Chromatophorenfreie *Spirogyra*-Zellen (WISSELINGH, s. o. S. 268) sind hinfälliger als solche mit normalem Chloroplastenbesitz. Pathologische Gewebe sind oft von geringerer Widerstandsfähigkeit als entsprechende normale: die blassen Anteile panaschierter Blätter gehen früher zugrunde als die normalgrünen; Wundholz und parenchymatische Wundgewebe, die parenchymatischen Gallen der Blutlaus usw., überhaupt viele abnorm wasserreiche, großzellige und dünnwandige Zellenarten unterliegen den verschiedensten schädigenden Agentien leichter als normale Gewebe; andererseits freilich bestehen z. B. die Linsengallen der Eiche (*Neuroterus lenticularis* u. a.) aus einem Zellenmaterial, das den Faktoren, welche die Zellen der Wirtsorgane sterben lassen, aufs beste widersteht[5]). Bei der Entstehung der hyperhydrischen Gewebe erleben wir den Fall, daß die Bil-

1) Zusammenfassende Arbeiten über Desorganisation: KLEMM, Desorganisationserscheinungen der Zelle (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, **28**, 627); KÜSTER, 1903, 1 Aufl., 264; Neue Ergebnisse auf dem Gebiete der pathologischen Pflanzenanatomie (Ergebn. d. allg. Path. usw., 1907, **11**, 387, 397 ff.).

2) LEITGEB, Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate (Mitteil. bot. Inst. Graz 1888. H. 2, 123).

3) TISCHLER, Über Embryosackobliteration bei Bastardpflanzen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1903, **15**, 408).

4) NĚMEC, a. a. O. 1910, 77 ff.

5) Über die Lebensdauer der Gallengewebe vgl. KÜSTER, Gallen der Pflanzen, 1911, 350 ff.

dung abnormer Gewebeformen von Anfang an mit degenerativen Veränderungen des Zelleninhalts sich kombiniert, daß diese das Krankheitsbild wesentlich charakterisieren helfen, und die beteiligten Zellen bei hinreichend starker Hypertrophie unrettbar dem Tode verfallen. —

Schließlich können selbst Zellen, die — soweit mikroskopische Untersuchung darüber Auskunft geben kann — einander ganz gleich ausgestaltet und veranlagt zu sein scheinen, hinsichtlich ihrer Widerstandsfähigkeit sich wesentlich unterscheiden; HABERLANDT fand, daß männliche *Spirogyra*-Zellen erheblich empfindlicher sind als weibliche[1]).

Die Symptome der Zellendesorganisation weisen größte Mannigfaltigkeit auf; wir beschränken uns auf die Erwähnung einiger besonders auffälliger.

Vakuolige Degeneration des Zytoplasmas, bei welcher in diesem zahlreiche mehr oder minder kleine Vakuolen sichtbar werden und dem Zytoplasma die Struktur eines relativ groben Schaumes geben, tritt bei Hunger, nach elektrischer Reizung (KLEMM a. a. O.), nach Verwundung [NĚMEC[2])], nach Behandlung mit Alkalien, nach mechanischem Druck [DEGEN[3])] und nach anderen schädigenden Beeinflussungen auf[4]). Der Inhalt lebender Zellen, die in Wasser zwischen Objektträger und Deckglas beobachtet werden, verfällt oft zusehends der vakuoligen Degeneration, indem das Plasma immer gröbere Schaumstruktur annimmt.

Körnige Degeneration des Zytoplasmas. Daß im Zytoplasma Niederschlagspartikel sichtbar werden, ist eine häufige Erscheinung, die vornehmlich dann eintritt, wenn unter der Einwirkung chemischer Agentien in dem Zytoplasma unlösliche Verbindungen entstehen [vgl. KLEMM[5]), FISCHER[6]), DEGEN a. a. O., WISSELINGH[7])], — oder wenn durch Wasserentziehung die im Zytoplasma enthaltenen Lösungen so konzentriert werden, daß ein Teil der gelösten Substanzen ausfällt[8]). BERTHOLD[9]) hat darauf aufmerksam gemacht, daß im Zytoplasma auch übersättigte Lösungen vorliegen können, aus welchen schon bei Erschütterungen Niederschläge ausfallen. Die extranuklearen Nukleolen, deren Entstehung NĚMEC[10]) geschildert hat, sind Niederschlagspartikel, die bei Temperaturerniedrigung, unter Einfluß der Verwundung, beim Welken oder Plasmolysieren oder nach Behandlung mit Anästheticis entstehen können.

---

1) HABERLANDT, Zur Kenntnis der Konjugation bei *Spirogyra* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1890, Abt. 1, **99**, 390, 397).

2) NĚMEC, Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen. Jena 1901.

3) DEGEN, Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur der Protoplasten (Bot. Zeitg. 1905, **63**, 163).

4) Vgl. WENT, Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung (Jahrb. f. wiss. Bot. 1888, **19**, 295; dort weitere Literaturangaben).

5) KLEMM, Beiträge zur Erforschung der Aggregationsvorgänge in lebenden Pflanzenzellen (Flora 1892, **75**, 395).

6) FISCHER, A., Fixierung, Färbung und Bau der Protoplasten. Jena 1899.

7) v. WISSELINGH, On intravital precipitates (Rec. trav. bot. néerland. 1914, **11**, 14; dort weitere Literaturangaben).

8) Vgl. z. B. NĚMEC, Über experimentell erzeugte Neubildung von Vakuolen in hautumkleideten Zellen (Sitzungsber. K. Böhm. Ges. Wiss. 1900); auf dem gleichen Wege entstehen auch granuläre Ausfällungen in der Vakuolenflüssigkeit.

9) BERTHOLD, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886, 64 ff.

10) NĚMEC, Über Ausgabe ungelöster Körper in hautumkleideten Zellen (Sitzungsber. K. Böhm. Ges. Wiss. 1899); KÜSTER, a. a. O. 1907; dort weitere Literaturangaben.

Fettige Degeneration, bei der sich die Zellen mit Fettröpfchen füllen, ist namentlich an Pilzzellen oft zu beobachten (alternde Kulturen von Schimmelpilzen usw.).

Glykogendegeneration, d. h. abnorme Anhäufung von Glykogen beobachtete IWANOFF[1]) bei Pilzen, die unter dem Einfluß abnormer Ernährungsverhältnisse sich entwickelt hatten.

Zellulosige Degeneration ist degenerative Umwandlung des Zytoplasmas in Zellulose oder in eine der Zellulose ähnliche Substanz. NAWASCHIN[2]) gibt an, daß in dem von *Plasmodiophora brassicae* infizierten Zellen der Kohlwurzeln in späteren Stadien der Entwicklung gewisse Plasmalamellen, die vorher vielleicht Membranen der Vakuolen waren, dieselben mikrochemischen Reaktionen wie die Zellwände geben. Von SWELLENGREBEL[3]) wurde ermittelt, daß nach Verwundung der Kartoffelknollen die der Wundfläche anliegenden unverletzten Zellen nicht nur ihre Wände verkorken lassen, sondern daß auch ihre zwischen den Stärkekörnern liegenden Zytoplasmalamellen eine besondere Widerstandsfähigkeit gegenüber konzentrierter Schwefelsäure bekommen; diese verkorkten Septen der Zelle verschmelzen mit der Zellhaut. Ähnliche Vorgänge treten nach VERSCHAFFELT an verwundeten Amaryllideenzwiebeln (*Zephyranthes, Sprekelia, Hemerocallis*) auf[4]) und sind vermutlich im Pflanzenreiche weit verbreitet.

Die Zellulosebälkchen, welche NOLL[5]) im Lumen der in Kultur gehaltenen *Bryopsis*-Schläuche fand, entstehen offenbar in derselben Weise durch Zellulosedegeneration von Zytoplasmasträngen wie die von TISCHLER u. a. in Embryosäcken, von MATTIROLO in Samenschalen usw.[6]) gefundenen.

Daß namentlich in umfangreichen Zellen nach Verwundung ansehnliche Massen des Zytoplasmas in zelluloseähnliche Substanzen verwandelt werden können, war schon im speziellen Teil (s. o. S. 127 ff.) zu erörtern; ebenso wie bei der Bildung von Zellulosepfröpfen in Brennhaaren usw. handelt es sich auch bei der Ausfällung der kristallinischen Wundverschlüsse der *Bryopsis*-Schläuche (s. o.) um Prozesse, die nicht dem Tod der Zellen vorausgehen oder ihn bedingen, sondern das Leben der Zelle vielleicht sogar retten; wir sehen, daß bei diesen und ähnlichen Vorgängen nur ein Teil der Zelle degeneriert und dem Tode verfällt, während der übrige dauernd erhalten bleibt.

Erhebliche Teile des Zytoplasmas oder sogar den gesamten Zellen-

---

1) IWANOFF, Über die Wirkung einiger Metallsalze und einatomiger Alkohole auf die Entwicklung der Schimmelpilze (Zentralbl. f. Bakt. 1904, Abt. II, **13**, 139).

2) NAWASCHIN, Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlungen von *Plasmodiophora brassicae* WOR. im Laufe ihres intrazellularen Lebens (Flora 1899, **136**, 404).

3) SWELLENGREBEL in Arch. néerl. sc. exact. et nat. 1908, sér. II, **13**, 151, zitiert nach VERSCHAFFELT (s. nächste Anmerkung).

4) VERSCHAFFELT, E., Réactions cicatricielles chez les Amaryllidées (Rec. trav. bot néerland, 1907, **4**).

5) NOLL, Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran (Abhandl. Senckenberg. naturf. Ges. 1883, **15**, 101).

6) Vgl. z. B. TISCHLER, Über die Verwandlung von Plasmasträngen in Zellulose im Embryosack bei *Pedicularis* (Ber. Königsberger Physik.-Ökonom. Ges. 1899); DOP, Rech. sur le rôle des différenciations cytopl. du suçoir micropylaire de l'albumen de *Veronica persica* etc. (Rev. gén. de bot. 1914, **25** bis, 167; dort weitere Literaturangaben); MATTIROLO, Sullo sviluppo e sulla natura dei tegum. seminali nel genere *Tilia L.* (N. giorn. bot. ital. 1885, **17**, 289; Beobachtungen an *T. heterophylla*).

inhalt sehen wir unter Erstarrung sterben in den von KRABBE[1]) studierten Bastfasern, deren Lumina regelmäßig abwechselnd Erweiterungen und Einschnürungen zeigen; die in den Erweiterungen liegenden Zytoplasmaportionen umkapseln sich mit Zellulose, wobei statt der einfachen Membrankappen auch unförmliche Zellulosemassen zur Ausbildung kommen können; „die Grenze zwischen Protoplasma und Zellulose ist in solchen Fällen nicht selten eine verschwommene, man hat den Eindruck, als ob das Protoplasma stellenweise zu Zellulose gleichsam erstarrt sei.“ Auch die von E. SCHMIDT[2]) in alternden Haaren gefundenen „Füllmassen“ gehören vielleicht hierher. —

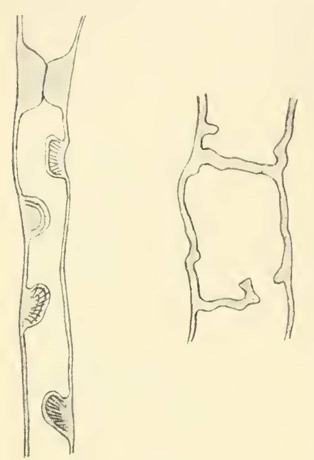


Fig. 180. Degenerative Membranverdickungen. Rhizoide von *Lunularia*: links sphärokristallartige, rechts zapfen- oder balkenähnliche Verdickungen. Nach LÄMMERMAYR.

Degenerative Membranverdickungen möchte ich in denjenigen lokalen Zelluloseablagerungen sehen, die als zentripetale, halbkugelförmige, zapfenähnliche oder unregelmäßig gestaltete Vorsprünge an die Membran im Wachstum gehemmter und irgendwie geschädigter Zellen sich ansetzen. Sie sind für Objekte der verschiedensten Art bereits beschrieben[3]) und — wie die unten stehende Literaturübersicht erkennen läßt — besonders oft in den durch Spitzenwachstum sich vergrößernden Zellenformen gefunden worden. Von den normalen Wandverdickungen unterscheiden sie sich durch die Unregelmäßigkeit ihrer Form und ihrer Verteilung und durch das Fehlen jedweder Tüpfelung.

In diesem Zusammenhange sind auch die „Stäbe“ zu erwähnen, die SANIO zuerst in den Tracheïden von *Hippophaë rhamnoides* „nach Art von Leitersprossen“ von einer Wand zur anderen durch das Lumen

1) KRABBE, Ein Beitrag zur Kenntnis der Struktur und des Wachstums vegetabilischer Zellhäute (Jahrb. f. wiss. Bot. 1887, **18**, 346, 420).

2) Vgl. STRASBURGER, Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882, 139. „Kalloseartige“ Füllsubstanz in Wurzelhaaren beobachtete RIDGWAY (The occurrence of callose in root hairs, Pl. World 1913, **16**, 116).

3) Vgl. z. B. SCHAARSCHMIDT, Zellhautverdickungen und Zellulinkörper bei Vaucherien und Charen (Bot. Zentralbl. 1885, **22**, 1); STAHL, Über den Ruhezustand der *Vaucheria geminata* (Bot. Zeitg. 1879, **37**, 129); HEINRICHER, Zur Kenntnis der Algengattung *Sphaeroplea* (Ber. d. D. bot. Ges. 1883, **1**, 433); NOLL, Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran (Abhandl. Senckenberg. Naturf. Ges. 1883, **15**, 101); DEGAGNY, Sur le tube pollinique etc. (C. R. Acad. Sc. Paris 1886, **102**, 230); ZACHARIAS, Über Entstehung und Wachstum der Zellhaut (Ber. d. D. bot. Ges. 1888, **6**, LXIII); HABERLANDT, Über Einkapselung des Protoplasma mit Rücksicht auf die Funktion des Zellkerns (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1889, **98**, Abt. I, 190); TOMASCHEK, Über die Verdickungsschichten an künstlich hervorgerufenen Pollenschläuchen von *Colchicum autumn.* (Bot. Zentralbl. 1889, **39**, 1); RACIBORSKI, Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des *Basidiobolus ranarum* (Flora 1896, **82**, 113); SOKOLOWA, Über das Wachstum der Wurzelhaare und Rhizoiden (Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 1897, 167); LÄMMERMAYR, Über eigentümlich ausgebildete innere Vorsprungsbildungen in den Rhizoiden von Marchantieen (Österr. Bot. Zeitschr. 1898, **50**, 321) u. v. a.; PORTHEIM und LÖWI, Untersuchungen über die Entwicklungs-

ausgespannt gefunden und später für die Tracheïden der Kiefer nachgewiesen hat[1]). Auf die Erörterung ihrer Entwicklungsgeschichte kann hier nicht eingegangen werden[2]).

Zu Degenerationserscheinungen derselben Art dürften, wenn PETRIS[3]) Angaben zutreffend sind, auch die intrazellularen Stränge zu rechnen sein, die der genannte Forscher in den Zellen „krauternder" Reben — und zwar in Geweben der verschiedensten Art — gefunden und als „cordoni endocellulari" eingehend beschrieben hat, und welche meist zahlreiche, reihenweise nebeneinander liegende Zellen durchziehen, wie es in Fig. 181 und 182 dargestellt ist.

PETRI bringt die Entstehung dieser Stäbe mit dem Wirken der Zellenkerne zusammen und begegnet sich hierin mit v. GUTTENBERG[4]), der in den Gallen des *Exoascus deformans* auf *Alnus incana* die Epidermiszellen von querwandähnlichen Septen durchzogen fand, die nach seiner Ansicht von den degenerierten Zellkernen geliefert werden.

PETRI fand, daß die von ihm beschriebenen Bildungen durch starke Abkühlung künstlich hervorgerufen werden können; über die Beziehungen der Stäbe zu den Erscheinungen des „Krautern" oder des „*roncet*" sind die Akten wohl noch nicht geschlossen. Die große Ähnlichkeit der cordoni endocellulari mit den „Infektionsschläuchen" parasitisch lebender Bakterien ist — PETRIS Abbildung nach zu schließen — sehr groß[5]). Ob sie diesen nicht vielleicht näher stehen als den RAATZschen Stäben, muß dahingestellt bleiben.

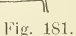


Fig. 181.
Degenerationserscheinungen. Intrazellulare „Stäbe" im primären Gewebe (Epidermis von *Vitis vinifera*). Die „Stäbe" führen durch zahlreiche Zellen der Epidermis zu einer Haarnarbe hin. Nach PETRI.

---

fähigkeit der Pollenkörner in verschiedenen Medien (Österr. Bot. Zeitschr. 1909, **4**); TOBLER, Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **39**, 527, 552).

1) SANIO, Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers (Bot. Zeitg. 1863, **21**, 85); Anatomie der gemeinen Kiefer (Jahrb. f. wiss. Bot. 1873/74, **9**, 58).

2) Vgl. RAATZ, Die Stabbildungen im sekundären Holzkörper unserer Bäume und die Initialentheorie. Dissertation, Berlin 1891; MÜLLER, C., Über die Balken in den Holzelementen (Ber. d. D. bot. Ges. 1890, **8** [17]); dort auch Hinweise auf ähnliche Beobachtungen DEMETERS — Mark der Urtikazeen, STOLLS — *Hibiscus* — u. a.

3) PETRI, Ricerche istol. sopra le viti affette da rachitismo (Rendic. Accad. Linc. 1911, **20**, 155); Signif patol. di cord. endocell. nelle viti affette da arricciamento (ibid. 1912, **21**, 113); Sul significato patol. dei cordoni endocellulari nei tessuti della vite (Rendic. Accad. Lincei 1913, **22**, 174; vgl. auch 1914, **23**, 154); vgl. ferner MAMELI, Sulla presenza dei cord. endoc. nelle viti sane e in quelle affette da „roncet" (ibid. 1913, **22**, 879); Sulla presenza dei cord. endoc. nei tess. della vite e di altre dicotiledoni (Atti ist. bot. Pavia 1914, **16**, 47; vgl. auch ibid. 41) und die von ihnen zitierte Literatur.

4) v. GUTTENBERG, Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig 1905, 17.

5) Man vgl. z. B. die von DALE neuerdings gegebenen Abbildungen (A bacterial disease of potato leaves. Ann. of bot. 1912, **26**, 133, pl. XVI, fig. 20 u. a.).

Geformte Niederschlagsmassen in lebenden Zellen. — Die stäbchen- und röhrenähnlichen Gebilde, die nach dem Stich der Reblaus in den Zellen des Wirtes sichtbar werden, sind schon wiederholt untersucht und in verschiedenem Sinne gedeutet worden. PETRI findet, daß der Reblausspeichel bei der Vermischung mit dem Zellinhalt Niederschläge entstehen läßt, die wie eine Scheide den Rüssel des Tieres umgeben und auch nach dem Zurückziehen des Saugorganes unverändert erhalten bleiben. Diese Niederschlagsmassen bestehen

a *b*

Fig. 182.
Degenerationserscheinungen. Intrazellulare „Stäbe" im sekundären Gewebe (Holz von *Vitis vinifera*). Nach PETRI.

nach PETRI aus Kallose, zum Teil aus unlöslichem Kalziumpektat; ältere Scheiden erscheinen oft braun, weil ihre äußeren Schichten reich an oxydiertem Gerbstoff sind.

Die verästelten Formen, in welchen sich die Rüsselscheiden zuweilen zeigen, erklärt PETRI[1]) dadurch, daß die Reblaus ihren Rüssel nach seiner Umhüllung mit Niederschlagsmasse eine Strecke weit zurückzieht und ihn — die Scheide durchstoßend — seitlich wieder in den Zelleninhalt steckt; jedesmal erfolgt wieder dieselbe Niederschlagsbildung, so daß schließlich mit der Form eines mehrfach verästelten Gebildes die Bewegungen des Rüssels registriert erscheinen[2]) (Fig. 183). Auch andere Insekten — Aphiden und Kokziden — rufen gleiche Bildungen hervor[3]). — Andere

1) PETRI, Über die Wurzelfäule phylloxerierter Weinstöcke (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1909, **19**, 18 ff.).

2) Vgl. PETRI, a. a. O. 1909, 27.

3) Vgl. PETRI, Einige Bemerkungen über die Rolle der Milben bei der *Dactylopius*krankheit der Reben (Zentralbl. f. Bakt. 1908, Abt. II, **21**, 375); ferner WOODS, Stigmonose a disease of carnations and other pinks (U. S. Departm. of Agricult. 1900, Bull. Nr. 19).

Deutungen derselben Spuren der Infektion durch saugende Insekten haben MILLARDET („bourrelets de cellulose“) und PRILLIEUX[1]) gegeben; BÜSGEN[2]) sah in ihnen bereits Exkrete der Parasiten.

* * *

Vakuolige Degeneration des Zellkerns, die Bildung kleinerer oder größerer Vakuolen in den Kernen geschädigter Zellen, die sich mit erheblicher Vergrößerung des Zellkerns kombinieren kann, erfolgt unter denselben Bedingungen, welche zur vakuoligen Degeneration des Zytoplasmas führen [KLEMM[3])]. NĚMEC[4]) findet, daß unter dem Einfluß wasserentziehender Mittel sich Vakuolen im Zellkern bilden; die Kerne meristematischer Zellen erweisen sich in diesem Punkte empfindlicher als die alter Zellen. Auch der Nukleolus wird vakuolig; gelangt er in die Vakuole des Zellkerns, so kann er resorbiert werden. Führt man den Zellen wieder Wasser zu, so können die Kerne so stark anschwellen, daß sie platzen. Dasselbe läßt sich auch durch Chloroformierung erreichen. Geplatzte Kerne fand v. GUTTENBERG[5]) in den Gallen der *Ustilago maydis* (auf *Zea mays*) u. a. Unter dem Einfluß des Frostes sahen MATRUCHOT und MOLLIARD die Kerne vakuolig werden[6]). Über abnorme vakuolige Veränderungen der Chromosomen und die Restitution des normalen Zustandes vgl. NĚMEC[7]).

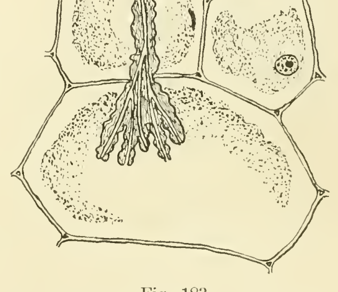


Fig. 183.
Niederschlagsbildungen in lebenden Zellen. Verästelte Rüsselscheide der *Phylloxera*. Nach PETRI.

Körnige Degeneration des Zellkernes hat KLEMM (a. a. O.) nach Einwirkung derselben Faktoren beobachtet, die das Zytoplasma körnig werden lassen.

Schwund des Chromatins und der Nukleolarsubstanz sind in den Kernen hungernder Zellen beobachtet worden. Über den Einfluß der Temperatur hat SCHRAMMEN[8]) Untersuchungen angestellt: bei niederen Temperaturen sind die Kerne arm an Chromatin, enthalten aber

1) MILLARDET, Hist. d. princip. var. et espèces de vignes d'origine améric. qui résistent au *Phylloxera*, Paris, Bordeaux, Milan, 1885, 8 (zitiert nach BÜSGEN, s. nächste Anm.); PRILLIEUX, Etudes d. altérations prod. dans le bois du pommier etc. (Ann. inst. nat. agron. 1877—1878, **2**, 39).

2) BÜSGEN, Der Honigtau (Biologische Untersuchungen über Pflanzen u. Pflanzenläuse. Jena 1890).

3) KLEMM, a. a. O. 1895; KÜSTER, a. a. O. 1907.

4) NĚMEC, Über Ausgabe ungelöster Körper in hautumkleideten Zellen (Sitzungsbericht böhm. Ges. Wien 1899); Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw. 1910, 191 u. a.

5) v. GUTTENBERG, a. a. O. 1905.

6) MATRUCHOT et MOLLIARD, S. certains phénomènes présentés par les noyaux sous l'action du froid (C. R. Acad. Sc. Paris 1900, **130**, 788).

7) NĚMEC, a. a. O. 1910, 181, 185, 267 ff.

8) SCHRAMMEN, Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia faba*. Dissertation, Bonn 1902.

große Nukleolen, während umgekehrt bei erhöhter Temperatur die letzteren schwinden, und der Chromatingehalt steigt. Chromatinabnahme beobachteten MATRUCHOT und MOLLIARD[1]) bei der Gärung, KÖRNICKE[2]) nach Einwirkung der Röntgen- oder Radiumstrahlen, v. GUTTENBERG[3]) nach Infektion durch *Ustilago maydis* (auf *Zea mays*); NAWASCHIN[4]) beschreibt den Kern der von *Plasmodiophora brassicae* infizierten Zellen als leeren, zusammengefallenen Schlauch, in dessen Falten ein oder mehrere Nukleolen und saftreiche erytrophile Körnchen liegen.

Von großem Interesse sind die von KLEBS[5]) beschriebenen reversiblen Veränderungen der in den Zellkernen von Euglenen sichtbaren Struktur: bei mechanischem Druck verschwindet diese, der Kern wird homogen; nach Aufhebung des Druckes wird die Struktur wieder erkennbar.

Die Veränderungen der Chromosomengestalt, die NĚMEC durch Benzindämpfe hervorrufen konnte, und die sich durch Kapillarwirkungen auf die (flüssigen) Chromosomen erklären dürften, haben nach dem genannten Forscher keinen störenden Einfluß auf den Fortgang der Kinese[6]).

Austritt der Nukleolen oder anderer ungelöster Körperchen aus dem Zellkern. — Über die Abgabe von Nukleolen aus dem Zellkern an das umgebende Zytoplasma unter der Einwirkung der Plasmolyse hat NĚMEC Beobachtungen angestellt. Abgabe von Chromatinkörnern aus den Kernen der Riesenzellen der Älchengallen ist von demselben Forscher beschrieben worden[7]).

Schwund der Blepharoplasten. — Besonderes Interesse beanspruchen die Erfahrungen WERBITZKIS[8]), nach welchen es möglich ist, durch die Behandlung mit Verbindungen von orthochinoider Konstitution Trypanosomen (Nagana-Stamm *ferox*) blepharoplastenfrei werden zu lassen; von den Blepharoplasten bleibt nur das Zentriol. Der Schwund ist ein umkehrbarer Vorgang: blepharoplastenfreie Individuen liefern nach mehreren Passagen wieder normale.

Vom amitotischen Zerfall der Zellkerne war schon oben die Rede (p. 270); ist die Fragmentation eine unvollkommene, so kommt es zu allerhand „amöboiden" Zellformen; die amitotische Teilung scheint insofern irreversiblen Veränderungen des Zellkerns Ausdruck zu geben, als die amitotisch entstandenen Tochterkerne nicht mehr zum karyokinetischen Teilungsmodus zurückkehren können.

* * *

1) MATRUCHOT et MOLLIARD, Modif. de struct. observées dans les cellules subissant la fermentation propre (C. R. Acad. Sc. Paris 1900, **130**, 1203).

2) KÖRNICKE, Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen (Ber. d. D. bot. Ges. 1905, **23**, 404).

3) GUTTENBERG, v., a. a. O. 1905.

4) NAWASCHIN, a. a. O. 1899.

5) KLEBS, Über die Organisation einiger Flagellatengruppen usw. (Unters. bot. Inst. Tübingen 1883, **1**, 233, 254).

6) NĚMEC, a. a. O. 1910, 261 ff.

7) Vgl. NĚMEC, Das Problem der Befruchtungsvorgänge 1910, 271 ff.; dort weitere Literaturangaben.

8) WERBITZKI, Über blepharoblastlose Trypanosomen (Zentralbl. f. Bakt. 1910, **53**, 303).

Vakuolige Degeneration der Chromatophoren. Auch die Chromatophoren können Vakuolen in ihrem Stroma auftreten lassen und unter enormer Wasseraufnahme zum Vielfachen ihres normalen Volumens anschwellen. In verletzten Zellen, deren Inneres mit Wasser in Berührung kommt, sehen wir unter dem Mikroskop die Chlorophyllkörner sehr schnell anschwellen und alsbald zugrunde gehen[1]). Die pigmentierte Stromamasse wird dabei oft auf einer Seite des geschwollenen Chlorophyllkornes zusammengedrängt oder liegt in zwei kalottenförmigen Stücken der großen zentralen Vakuole an. Auch in intakten Zellen können die Chloroplasten vakuoliger Degeneration verfallen: in *Spirogyra*- oder *Mougeotia*-Zellen, die unter ungünstigen Kulturbedingungen sich entwickeln, verwandeln sich die Chloroplasten zu grobschaumigen, formlosen Gebilden, die tage- und wochenlang am Leben bleiben können[2]).

Fettige Degeneration der Chromatophoren: reichliche Öleinschlüsse sind in den Chlorophyllkörnern alternder Zellen beobachtet worden[3]).

Schwund und Entfärbung der Chromatophoren. In hungernden oder ungünstig ernährten Zellen können die Chromatophoren an Masse mehr und mehr einbüßen, auch hinsichtlich ihres Pigmentgehaltes mehr und mehr verarmen, so daß manchmal nur kleine punktförmige Granula von ihnen übrig bleiben. In künstlichen Kulturen von Konjugaten, Rotalgen u. a. ist die Reduktion der Chromatophoren eine sehr auffallende. Die Chromatophoren schwinden ferner in den zu hyperhydrischen Geweben auswachsenden Anteilen des grünen Grundgewebes (s. o. S. 33 ff.). HABERLANDT[4]) beobachtete, daß in isolierten Zellen höherer Pflanzen, die in Nährlösungen gehalten werden, die Chloroplasten immer kleiner und blasser werden; in den Zellen von *Eichhornia* werden nur diejenigen Chlorophyllkörner reduziert, welche keine Stärkeeinschlüsse enthalten; die stärkehaltigen bleiben normal.

Inwieweit diese Reduktionen reversible Vorgänge darstellen, bedarf noch näherer Prüfung. Die zuerst von ZUMSTEIN[5]) studierten Schwunderscheinungen, die an den mit Zucker ernährten Euglenen erkennbar werden, führen im Verlauf mehrerer Zellengenerationen zu vollkommener Verwandlung der Chloroplasten in Leukoplasten; der Vorgang ist umkehrbar: aus den farblosen lassen sich durch zuckerfreie Kultur wieder grüne Individuen züchten.

KLEBS[6]) zeigte, daß in den Zellen der Blätter von *Funaria hygrometrica* bei Kultur in Rohrzucker (20—25 %) plus 0,05 chromsauren Kali die Chlorophyllkörner degenerieren, einen rötlichen Ton annehmen und sich verklei-

1) LIEBALDT, Über die Wirkung wässeriger Lösungen oberflächenaktiver Substanzen auf die Chlorophyllkörner (Zeitschr. f. Bot. 1913, **5**. 65; dort weitere Literaturangaben); PONOMAREW, Zur Kenntnis des Chloroplastenbaues (Ber. d. D. bot. Ges. 1914, **32**, 483).

2) KÜSTER, a. a. O. 1907, 407.

3) Vgl. auch LAURENT, Un nouveau type de maladie des plantes: La dégénérescence graisseuse (Rech. biol. expér. appl. à l'agricult. 1901—1903, **1**, 284).

4) HABERLANDT, Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1902, **111**, Abt. I, 69).

5) ZUMSTEIN, Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **34**, 149).

6) KLEBS, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle (Untersuchungen bot. Inst. Tübingen 1888, **2**, H. 3, 489).

nern. Gewöhnt man die Versuchsobjekte wieder an den Aufenthalt in reinem Wasser, so werden die gelbroten Chloroplasten wieder grün, ohne die ursprüngliche Größe wieder zu erreichen.

Reversible Veränderungen machen nach KLEBS[1]) die Chloroplasten von *Euglena deses* unter dem Einfluß mechanischen Druckes durch: sie nehmen streifige Struktur an, die beim Nachlassen des Druckes wieder schwindet.

KÜHLHORN hat mit Pflanzen bekannt gemacht, die bei Verdunkelung ihre normalgrünen Blätter gelblich und blaß werden lassen, aber von neuem ergrünen, wenn sie wieder ans Licht gebracht werden[2]).

Licht wirkt chlorophyllzerstörend und kann bei hinreichender Intensität empfindliche Chloroplasten in kurzer Zeit total entfärben.

Kontraktion und Zerfall der Chromatophoren, Plasmoschise. — Über kapillare Formveränderungen und kapillaren Zerfall der Chromatophoren berichten BERTHOLD, KÜSTER, SENN, LIEBALDT[3]) u. a. Als Plasmoschise bezeichnet KNY die in *Spirogyra*-Zellen beobachtete, bei Einwirkung hochkonzentrierter Lösungen (40 % Rohrzucker) erfolgende Ablösung der sich stark kontrahierenden Chloroplasten von der der Membran anhaftenden Hautschicht des Protoplasmas[4]). Denselben Effekt erzielt man durch Behandlung mit Giften.

* * *

Partielle Degeneration. — Im allgemeinen verfällt der ganze Zytoplasmainhalt geschädigter Zellen oder die Gesamtheit der in den Zellen liegenden gleichnamigen Teile (alle Chromatophoren) der Degeneration und dem Tode. Bei besonders großen Zellen wie der der Siphoneen u. a. — vergleiche das zu Fig. 78 Gesagte — seltener auch bei Zellen von geringer Größe kann bei partieller Degeneration des Zellinhaltes der Rest des letzteren dauernd lebensfähig bleiben. PFEFFER[5]) beobachtete, daß in den Wurzelhaaren von *Trianea* die unter dem Einfluß von Bismarckbraun abgestorbenen Zytoplasmaanteile nach der Zellwand hin abgeschieden werden. Dieselbe Ausstoßung toter Plasmamassen — ein der Defäkation hautloser Organismen vergleichbarer Prozeß — verfolgte NĚMEC[6]) bei *Spirogyra*: die an die Wand gedrückten toten Massen werden von neuen Zelluloseschichten überlagert und gelangen schließlich — anscheinend durch lokale

1) KLEBS, a. a. O. 1883, 266, 267.

2) KÜHLHORN, Beiträge zur Kenntnis des Etiolements. Dissertation, Göttingen 1904. — Als Analogon aus der Normalanatomie kann die reversible Metamorphose der Chloro- und Chromoplasten betrachtet werden: bei *Aloe*- und *Selaginella*-Arten macht Besonnung die Chromatophoren der Blätter rot, Verdunkelung wieder grün (MOLISCH, Über vorübergehende Rotfärbung der Chlorophyllkörner in Laubblättern. Ber. d. D. bot. Ges. 1902, **20**, 442).

3) Vgl. BERTHOLD, Studien über Protoplasmamechanik 1886; DE VRIES, Über die Kontraktion der Chlorophyllbänder bei *Spirogyra* (Ber. d. D. bot. Ges. 1889, **7**, 19); KÜSTER, Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Pflanzenzelle (Zeitschr. f. allg. Physiol. 1904, **4**, 221); SENN, Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren 1908; LIEBALDT, a. a. O. 1913 und die von ihnen zitierte Literatur.

4) KNY, Die Abhängigkeit der Chlorophyllfunktion von den Chromatophoren und von Zytoplasma (Ber. d. D. bot. Ges. 1897, **15**, 388, 397).

5) PFEFFER, Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen (Unters. bot. Inst. Tübingen 1886, **2**, H. 2, 179).

6) NĚMEC, Über Ausgabe ungelöster Körper in hautumkleideten Zellen (Sitzungsbericht böhm. Ges. d. Wiss. 1899).

Desorganisation der über ihnen liegenden Membran — ganz ins Freie. — Daß ein Teil der in einer Zelle vereinigten Zellkerne zugrunde geht, tritt unter normalen (Reduktion der Kernzahl in vielkernigen weiblichen Geschlechtsorganen der Algen und Pilze, Untergang der Kleinkerne u. a.) wie unter abnormen Umständen auf (Kerne der Riesenzellen in Älchengallen, Reduktion der Kerne in den Erineumhaaren der Linde, welche einen lebenden und einen toten Zellenkern zu enthalten pflegen[1]) usw.). — Daß eine Reduktion der in einer Zelle liegenden Chromatophoren erfolgen kann, lehrt das Verhalten der Spirogyren: in den Zygoten gehen die Chloroplasten väterlicher Provenienz zugrunde[2]). Wohl sieht man bei *Spirogyra*, daß in ihren Zellen die Degeneration der Chlorophyllbänder auf je eines von diesen beschränkt, oder daß ein Chlorophyllband an einem seiner Enden stark desorganisiert, am anderen noch gesund ist; Beispiele dafür aber, daß in den Zellen der höheren Pflanzen nur ein Teil des Chromatophorenbesitzes dem Untergang verfällt, der Rest aber der Zelle dauernd erhalten bleibt, sind mir aus der pathologischen Anatomie bis jetzt nicht mit Sicherheit bekannt geworden. —

Vorgänge der Degeneration oder Desorganisation können sich in der mannigfaltigsten Weise miteinander, ja sogar mit progressiven Veränderungen, kombinieren. Der zweite Fall ist freilich selten und kommt, soweit bisher bekannt, in der pathologischen Anatomie nur dann zur Verwirklichung, wenn die Degeneration sich auf den Chromatophorenapparat beschränkt und den Protoplasmakörper der Zelle verschont: ich erinnere an die starke Plasmaanreicherung, welche die hypertrophierenden Zellen mancher Gallen bei gleichzeitiger Chloroplastenreduktion erfahren (Fig. 87), an die mit charakteristischen Wandverdickungen sich ausstattenden und ihre Chloroplasten einbüßenden Zellen am Wundrand der oben erwähnten Orchideenblätter (Fig. 27) und ähnliches mehr.

Daß Degenerationserscheinungen untereinander sich kombinieren, ist allenthalben zu beobachten: Schwund des Zytoplasmas pflegt in hungernden Zellen mit Schwund des Zellkernes und der Chromatophoren, vakuolige Degeneration eines Zellenanteiles mit ähnlichen Verwandlungen der anderen sich zu verbinden. Bestimmte Kombinationen der Degenerationserscheinungen können geradezu ein Krankheitsbild charakterisieren helfen: als hydropische Degeneration habe ich die Gesamtheit derjenigen Symptome bezeichnet[3]), die bei der Entwicklung hyperhydrischer Gewebe (s. o. S. 33) in Erscheinung treten: Abmagerung des Plasmaleibes und Zellkerns und Schwund der Chromatophoren bei erheblichem Wachstum und sehr starker Wasseraufnahme der stets zartwandig bleibenden Zellen.

* * *

Nekrose. — Diejenige Form des Zellentodes, welche wir als pathologische zu betrachten haben, tritt ein, wenn die Zellen unter den Einfluß besonders energischer Agentien irgendwelcher Art geraten, oder wenn ihre Widerstandsfähigkeit dermaßen abnimmt, daß Faktoren, welche normale

1) Küster 1913, s. o. S. 273, Anm. 5.
2) Tröndle, Über die Kopulation und Keimung von *Spirogyra* (Bot. Zeitg. 1907, **65**, 187).
3) Küster, a. a. O. 1907, 411.

Zellen keineswegs zum Absterben bringen, ihrem Leben bereits ein Ende bereiten. Diese Faktoren liegen gewiß nicht immer in der unbelebten Außenwelt, die ein Pflanzenindividuum umgibt, sondern sehr oft auch in diesem selbst, derart, daß schon durch die im Pflanzenkörper selbst verwirklichten Bedingungen Zellen und Zellenkomplexe abgetötet werden können.

Für den Anatomen haben die Erscheinungen des Zellentodes oder der Nekrose — auch abgesehen von den dem Tode vorausgehenden Erscheinungen der Degeneration und des Verfalls, von welchen bereits die Rede war — mehrfaches Interesse. Zunächst sind die Symptome der Nekrose und die das histologische Bild beeinflussenden postmortalen Veränderungen des toten Zellenmaterials zu studieren; weiterhin ist zu beachten, daß durch Absterben einzelner Zellen oder bestimmter Gewebeformen das den Anatomen interessierende Strukturbild eines Organs wesentlich geändert werden kann; schließlich kommen die gestaltenden Wirkungen der Nekrose auf die lebende Nachbarschaft in Betracht.

Die Symptome der Nekrose können sehr verschieden sein: entweder das Zytoplasma verfällt zuerst der Zerstörung, oder die ersten Anzeichen des Verfalls sind an der Membran erkennbar. Tote Zellen haben keinen Turgor mehr und werden daher, wenn sie von lebenden Zellen umgeben sind, von diesen zusammengedrückt, der tote Zelleninhalt färbt sich braun und sinkt oft stark zusammen. Die Membran nimmt die dabei entstehenden Stoffe zum Teil in sich auf und nimmt gelbe, braune, rote, schwarzblaue oder andere Farbentöne an, die bisher noch keinen zusammenfassenden mikrochemischen Untersuchungen unterzogen worden sind; noch während die in Degeneration begriffenen Zellen am Leben sind, können derartige Membranverfärbungen sichtbar werden.

Auch über die spezifischen Eigentümlichkeiten der bei verschiedenen Gattungen und Arten auftretenden Nekrosesymptome[1]) liegen keine zusammenfassenden Untersuchungen vor.

Daß die innersten Membranschichten lebender Zellen gelöst werden können, ist bereits oben (S. 251) erörtert worden; das Leben der Zelle wird dadurch ebensowenig in Frage gestellt wie durch die der Symplastenbildung (S. 291) vorausgehende Membranlösung. Zytolyse liegt vor, wenn ganze Zellen oder Zellkomplexe einer Verflüssigung anheimfallen. Nekroseerscheinungen dieser Art spielen bei der Gummose und ähnlichen Krankheitsbildern (s. o. S. 118ff.) eine Rolle, ferner bei der von Weidel u. W. Magnus studierten lysigenen Entstehung der Larvenhöhlen vieler Zynipidengallen (s. o. S. 168 und Fig. 104). Schleimige Zytolyse, die von außen nach innen fortschreitend die Gewebe der Wurzeln zerstört, wurde bei Ca-freier Züchtung beobachtet[2]). Die Membranen der Zellen werden gelöst, die Protoplasten gehen nach ihrer Entkleidung durch Platzen zugrunde. Daß auch tote Gewebereste, die als gebräunte Massen schon lange Zeit inmitten lebendigen Gewebes eingeschlossen liegen, langsam gelöst und resorbiert werden können, war bei der Besprechung der Verwachsungserscheinungen (S. 289) zu erwähnen.

---

1) Vgl. z. B. Beyerinck, Beobachtungen über die Entstehung von *Cytisus purpureus* aus *C. Adami* (Ber. d. D. bot. Ges. 1908, **26**a, 137, 141).

2) Portheim, Über die Notwendigkeit des Kalkes für Keimlinge, insbesondere bei höherer Temperatur (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1901, **110**, Abt. I; Hansteen, Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen I und II (Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, **47**, 289).

Analoge Fälle aus der normalen Histogenese sind die Entwicklung der lysigenen Sekretlücken, die „Verdauung" des Endosperms u. a. m. Über die zellwandlösende Kraft der von Bakterien oder pilzlichen Parasiten gelieferten Fermente (Zytase, Pektosinase, Zellulase usw.) sind seit DE BARY des öfteren Untersuchungen angestellt worden[1]. Histologisches Interesse gewinnen die Wirkungen der Fermente namentlich dann, wenn mikrochemische Veränderungen durch diese veranlaßt werden: eingehende Schilderung der Entholzung, welche die Markstrahl- und Holzparenchymelemente in den Wurzeln einer *Erythrina*-sp. unter dem Einfluß pathogener Bakterien erfahren, hat JANSE gegeben[2].

Einen interessanten Fall der Membranlösung durch Mikoorganismen hat ROTHERT gefunden; die Gallen der *Notommata Werneckii* (an *Vaucheria*, vgl. Fig. 150) öffnen ihre Protuberanzen an der Spitze, so daß die Zezidozoen ausschlüpfen können. Die Lösung wird durch die den Membranen aufsitzenden Bakterien bewirkt, und der Wirt ist an dem Lösungsvorgang nur insofern beteiligt, als die Membran der Gallen an der Spitze von einer Beschaffenheit ist, daß sie den lösenden Fermenten der Bakterien nur geringen Widerstand entgegensetzt[3].

* * *

Gröbliche Verwundungen, Frostschäden, Wassermangel usw. können umfangreiche Teile der Pflanzenorgane zerstören; kompakte Gewebemassen, die aus Zellen der verschiedensten Art sich zusammensetzen, gehen dabei oft zugrunde, ohne daß einzelne Zellindividuen oder bestimmte Zellenarten dem Tode entgingen.

Differenzierte Nekrose ist diejenige, bei welcher nur bestimmte Gewebeformen absterben, andere ihnen benachbarte am Leben bleiben, obwohl sie unter dem Einfluß derselben äußeren Bedingungen gestanden hatten — oder bei welcher sogar nur einzelne Zellen inmitten eines Gewebes zu grunde gehen, ohne daß ein äußerer Grund für das differente Schicksal benachbarter Zellen zu erkennen wäre.

Beginnen wir mit dem zweiten Fall. CORRENS hat für *Mirabilis jalapa* eine eigenartige — schon durch ihre nach MENDELS Gesetzen erfolgende Vererbung interessante — Krankheit beschrieben[4], bei welcher auf der Oberseite der Spreiten feine hellbraune Sprenkelungen sichtbar werden. An den gebräunten Stellen sind die Palissaden und auch die über ihnen liegenden Epidermiszellen abgestorben, während andere Anteile derselben Gewebelagen normal und lebenskräftig geblieben sind (Fig. 184). SORAUER spricht bei derartiger Beschränkung der Nekrose von Fleckennekrose[5]; sie

---

1) Vgl. CZAPEK, Biochemie der Pflanzen, 2. Aufl. 1913, **1**, 374, 375. Über Zellenverflüssigung unter der Einwirkung von Bakterien vgl. SMITH, E. F., The effect of black rot on turnips (Washington 1903, Departm. of Agric., Bor. of Pl.-ind., Bull. **29**).

2) JANSE, Sur une maladie des racines de l'*Erythrina* (Ann. jard. bot. Buitenzorg. 1906, sér. 2, **5**, 153). Vgl. auch CZAPEK, a. a. O. 375 und die von ihm zitierte Literatur.

3) ROTHERT, Über die Gallen der Rotatorie *N. W.* auf *Vaucheria Walzi* n. sp. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1896, **29**, 525). S. auch oben Anm. 1.

4) CORRENS, Über eine nach den MENDELschen Gesetzen vererbte Blattkrankheit (Sordago) der *Mirabilis jalapa* (Festschr. f. PFEFFER 1915, 585).

5) SORAUER, Zur anatomischen Analyse der durch saure Gase beschädigten Pflanzen (Ber. d. D. bot. Ges. 1093, **21**, 526).

macht sich unter Umständen der verschiedensten Art und auch dann geltend, wenn das Absterben unter dm Einfluß diffuser äußerer Bedingungen — Wirkung giftiger Gase u. a. — erfolgt.

Eine andere Art der Beschränkung, welche die Nekrose in vielen Fällen erfährt, spricht sich darin aus, daß nur bestimmte Gewebeformen der Degeneration und dem Tode anheimfallen.

Auch bei der Untersuchung normal entwickelter Epidermen fällt es oft auf, daß viele Stomata obliteriert sind, d. h. die Zellenpaare oder doch wenigstens eine ihrer beiden Schließzellen ist abgestorben und von den überlebenden Nachbarinnen zu einer schmalen Leiste zusammengepreßt worden. Nekrose besonders zahlreicher Schließzellen und Schließzellenpaare gehört zu den anatomischen Kennzeichen vieler Gallen[1]). Das gleiche Phänomen gibt PORSCH für die submersen Teile vieler Wasserpflanzen, Nekrose ungeteilter Spaltöffnungsmutterzellen für *Oenanthe aquatica* an[2]).

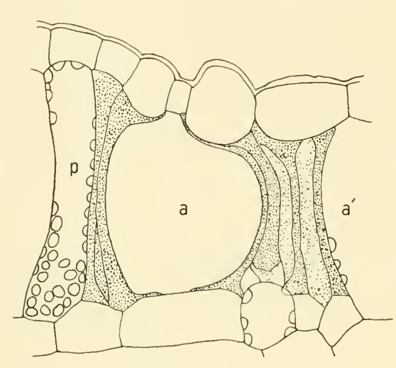


Fig. 184.
Fleckennekrose im Palissadengewebe; sog. Sordago auf *Mirabilis jalapa*. *p* normale Palissade, *a* und *a′* abnorm herangewachsene Palissaden; die nekrotischen Teile sind punktiert. Nach CORRENS.

Daß die Epidermis abstirbt und zu einem unscheinbaren Häutchen zusammensinkt, ist eine Erscheinung, die man an etiolierten Exemplaren von *Vicia faba* besonders leicht beobachten, aber auch an normal belichteten und ergrünten Exemplaren studieren kann. Die Nekrose bleibt für lange Zeit auf die Epidermis beschränkt, deren Membranen sich mit einem braunroten Stoff imprägnieren, und schreitet erst später ins Grundgewebe vor[3]).

Nekrose der Epidermis ist nach BUDER bei *Laburnum Adami* eine sehr häufige Erscheinung[4]).

Daß die Nekrose sich auf die Leitbündel oder ihre Teile beschränkt, ist ein häufiger Fall — sei es, daß die zu ihnen gehörigen Elemente bestimmten Angriffen besonders leicht unterliegen, sei es, daß manche schädigenden Agentien den Leitbündeln folgen und durch sie im Pflanzenkörper sich verbreiten, so daß zuerst immer die Zellen der Bündel bzw. ihre nächste Nachbarschaft betroffen werden.

Xylemnekrose beobachtete VÖCHTING in den von ihm erzeugten knollenartigen Gewebsneubildungen an *Boussingaultia baselloides*[5]).

---

1) KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 211 ff.

2) PORSCH, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates submerser Pflanzenteile (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 1903, **112**, Abt. I, 97).

3) Die Erscheinung ist offenbar identisch mit der von FRANK (Krankh. d. Pfl., 2. Aufl. 1895, **1**, 259) beschriebenen.

4) BUDER, Studien an *Laburnum Adami* (Zeitschr. f. indukt. Abstammungslehre 1911, **5**, 209, 275).

5) VÖCHTING, Zur Physiol. d. Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, **34**, 1, 45).

Nekrotische Veränderung der innersten Xylemstränge beobachtete ich an Leuchtgaskulturen (*Phaseolus* u. a.); die Membranen des primären Xylems bräunen sich, während alle übrigen Gewebe des Hypokotyls zunächst gesund bleiben. Der in Fig. 185 dargestellte Fall andererseits bringt einen auf die Phloemstränge beschränkten Nekrosefall zur Anschauung[1]); auch von der Anatomie der normalen Gewebe her wissen wir, daß Phloem leicht obliteriert („Hornprosenchym")[2]).

Bei der Xylemkrankheit, die Bakterien in den Wurzeln der von JANSE studierten *Erythrina* hervorrufen[3]), werden Markstrahlen und

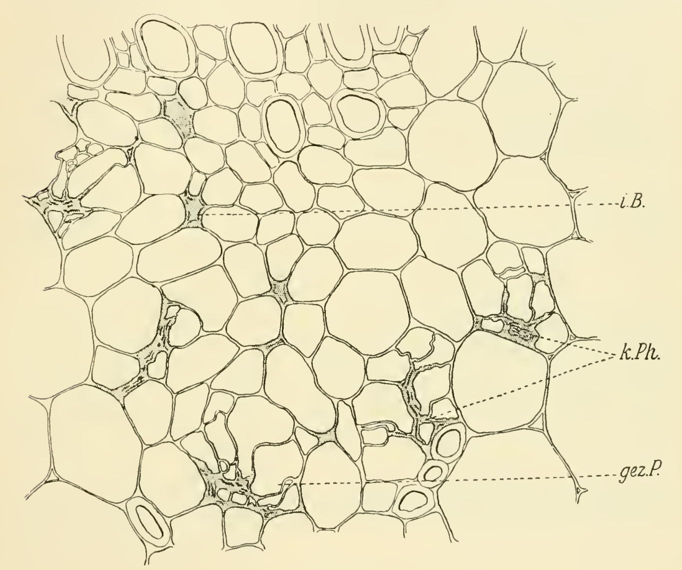


Fig. 185.
Nekrose der Phloemstränge (*Solanum tuberosum*). *k.Ph.* nekrotische Phloemstränge, *i.B.* Bräunungen anderer Art, *gez.P.* gezerrtes Phloem. Nach QUANJER.

Holzparenchymgewebe zerstört, indem die Membranen entholzt, ihre Schichten nacheinander gelöst werden, die Zellen dabei sich abrunden und schließlich zugrunde gehen. Die Gefäße, die Holzfasern und eine oder zwei Lagen von Parenchym, welche an diese grenzen, bleiben erhalten. Die differenzierte

1) QUANJER, Die Nekrose des Phloems der Kartoffelpflanze, die Ursache der Blattrollkrankheit (Mededeel. v. de Rijks Hoogere Land-Tuin-en Boschbouwschool 1913, DC. VI.

2) Vgl. z. B. WIGAND, Über die Desorganisation der Pflanzenteile insbesondere über die physiologische Bedeutung von Gummi und Harz (Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, **3**, 118). Über Verholzung des Phloems s. BOODLE, On lignification in the phloëm of *Helianthus annuus* (Journ. of bot. 1902, **16**, 180).

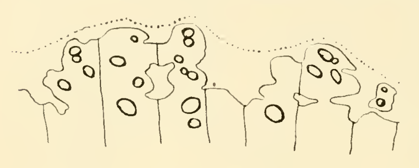
3) JANSE, Sur une maladie des racines de l'*Erythrina* (Ann. jard. bot. Buitenzorg. 1906, sér. 2, **5**, 153, 162 ff.).

Nekrose der Holzkörpers bringt eine charakteristische Zerklüftung in ihm und eine Auflösung seines Randes in Inseln und Halbinseln zustande, die Fig. 186 veranschaulichen soll.

* * *

Die Wirkungen der toten Zellen auf die lebende Nachbarschaft ist entweder durch die Änderungen in den Raumverhältnissen bedingt, die der Kollaps einzelner Zellen oder Zellengruppen mit sich bringt — oder sie sind chemischer Natur.

Die Änderungen in den Raumverhältnissen, mit deren mechanischen Wirkungen sich die chemischen Agentien oft kombinieren mögen, regen die überlebenden Nachbarzellen manchmal zu gewaltigen Wachstumsleistungen an — ich erinnere an die Durchwachsungen toter Rhizoiden (Fig. 79), an die Füllung toter oder absterbender Riesenzellen (Älchengallen, s. o. S. 257) durch hineinwuchernde Nachbarzellen[1]) u. ä.



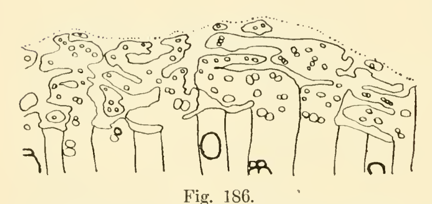


Fig. 186.
Differenzierte Nekrose im Parenchymgewebe des Xylems der Wurzeln von *Erythrina*. Nach Janse.

In den Sordagoblättern wachsen einzelne überlebende Palissadenzellen, wie Fig. 184 zeigt, zu unförmlichen Tonnen heran und füllen den Raum, den früher mehrere Palissaden in Anspruch nahmen.

Diese Vorgänge der Füllung irgendwie entstandener Lücken im Gewebe durch das Wachstum benachbarter Elemente ist auch beim normalen Verlauf der Ontogenese nichts Ungewöhnliches. Klinken beschreibt den von ihm bei *Taxus* beobachteten „Schwund" einzelner Kambiumzellen: die Nachbarinitialen wachsen in den verfügbar gewordenen freien Raum hinein[2]).

Chemische Wirkungen bestehen in den bereits erwähnten Membrantingierungen, in Wachstumsleistungen und sonstigen Veränderungen irgendwelcher Art, die durch die von den absterbenden Zellen produzierten oder durch die aus toten Zellen exosmierenden, auf die lebenden Gewebsanteile wirkenden Verbindungen angeregt werden. Beyerinck und Rant[3])

---

1) Weitere Fälle von Füllung beliebig gestalteter Räume durch wachsende Zellen z. B. bei Zimmermann, Über einige durch Tiere verursachte Blattflecken (Ann. jard. bot. Buitenzorg. 1901, sér. 2, **2**, 102, Fig. 19 u. a.).

2) Klinken, Über das gleitende Wachstum der Initialen im Kambium usw. (Bibl. bot. 1914; **84**, 26).

3) Beyerinck und Rant, Wundreiz, Parasitismus und Gummifluß bei den Amygdaleen (Zentralbl. f. Bakt. 1906, Abt. II, **15**, 366). — Auf Beyerinck ist die Unterscheidung zwischen Nekrose und Nekrobiose zurückzuführen: Nekrobiose liegt nach

führen die Gummibildung (s. o. S. 118 ff.) auf die von nekrotischen Zellen her sich verbreitenden Enzyme zurück, WIESNER manche Vorgänge des Gewebezerfalls auf die Wirkung exosmierender Säure (s. o. S. 296). Von der Wirkung der in nekrotischen Gewebegruppen entstehenden Stoffe auf die Wachstumstätigkeit lebender Zellen wird später (s. u. „Chemomorphosen") zu sprechen sein.

9. Allgemeine Bemerkungen zur Histogenese der pathologischen Gewebe.

Durch den Vergleich der pathologisch-histogenetischen Prozesse mit normalen haben wir die Überzeugung gewonnen, daß die Histogenese der pathologischen Gewebe keine Vorgänge in sich schließt, die nicht auch in der Ontogenie normaler Organe ihre Rolle spielten. Es wird nötig sein, den Vergleich zwischen normaler und abnormer Gewebebildung noch von anderen Gesichtspunkten aus als den bisher von uns eingenommenen aufzunehmen.

Wir verglichen oben die pathologischen Gewebe des Pflanzenkörpers mit den entsprechenden normalen und dem Gewebe des Mutterbodens, auf dem sich die abnorme Bildung erhebt, und wurden durch den Vergleich zur Unterscheidung von Homöo- und Heteroplasien geführt.

Vergleichen wir die pathologischen Gewebe und ihre Zellen mit dem, was die betreffende Spezies an Zellen und Gewebeformen zu liefern vermag, so stellt sich heraus, daß entweder die abnormen Zellen und Gewebe den normalen entsprechen — nur erscheinen sie in abnormer Reichlichkeit, zu abnormer Zeit, an abnormem Ort und in anderer Gruppierung als die normalen — oder die abnormen Zellen unterscheiden sich mehr oder minder deutlich von denjenigen, aus welchen der normale Pflanzenkörper sich aufbaut.

Produktion abnormer Zellen, die den benachbarten normalen Anteilen des pathologisch veränderten Organs völlig gleichen oder doch sehr ähnlich sind, haben wir bei den Homöoplasien bereits kennen gelernt (s. o. S. 279).

* * *

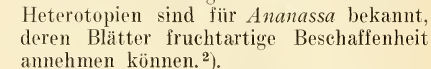
Produktion von Zellen normaler Art am falschen Ort — Heterotopie — ist eine weit verbreitete Erscheinung. Beispiele liefern uns das stoffreiche Parenchym, das bei der Bildung oberirdischer Kartoffelknollen oder ähnlicher heterotopisch entstandener Speicherorgane[1]) beobachtet wird. Sehr seltsam sind die Rindenhypertrophien, CARRIÈRES „fruits sans fleurs",

---

BEYERINCK dann vor, wenn die Enzyme, die in toten Zellen und Zellenkomplexen enthalten sind, auch nach dem Tod des Protoplasmas noch fortwirken. Ich halte weder den Terminus Nekrobiose für glücklich gewählt, noch überhaupt die Unterscheidung zwischen ihr und der Nekrose für nötig oder empfehlenswert. Vgl. ferner BEULAYGUE, Rech. sur la necrobiose végétale. Thèse (Paris), Corbeil 1905. QUANJER (a. a. O. 1913, 71) schlägt vor, Vorgänge des pathologischen Zellentodes als Nekrose zu bezeichnen, bei physiologischem Tod von Obliteration zu sprechen: „Der Unterschied zwischen diesen beiden Prozessen spiegelt sich auch darin ab, daß bei dem letzteren die nekrobiotischen Nebenerscheinungen fehlen. Dieser Satz dürfte sich schwerlich aufrecht erhalten lassen.

1) Vgl. VÖCHTING, Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **34**, 1).

die am Birnbaum auftreten können; PENZIG[1]) erwähnt sie für einzelne „Zweigregionen, an denen entweder das Rindenparenchym der Achse stark vermehrt und fleischig wird, oder die Basen von Blättern oder Blattstielen zu fleischigen Gebilden anschwellen, oder endlich Achse und Blätter gemeinsam (in Knospen) hypertrophisiert wirklich fruchtähnliche Bildungen mit saftigem genießbarem Fleisch (sogar mit den für die Birnen charakteristischen Steinzellen) und gelber Rinde hervorbringen können". Ähnliche Heterotopien sind für *Ananassa* bekannt, deren Blätter fruchtartige Beschaffenheit annehmen können.[2]).



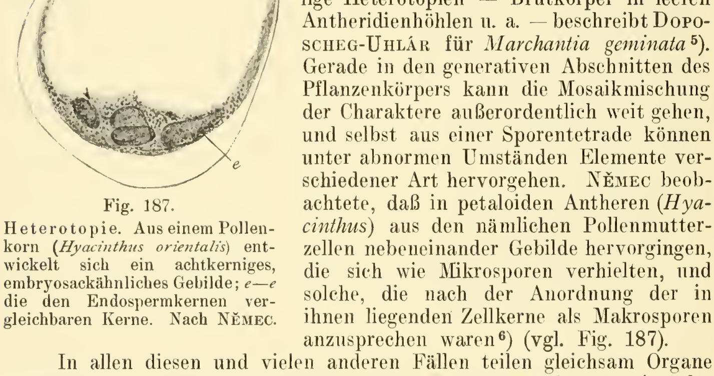


Fig. 187.
Heterotopie. Aus einem Pollenkorn (*Hyacinthus orientalis*) entwickelt sich ein achtkerniges, embryosackähnliches Gebilde; *e—e* die den Endospermkernen vergleichbaren Kerne. Nach NĚMEC.

Die Steinzellengewebe der Gallen sind schon wiederholt mit den der Früchte des Gallenwirts verglichen worden (Zynipidengallen auf *Quercus* und normale Cupula[3]).

Heterotopisches Auftreten von Chlorophyllgewebe an den Petalis u. a., von Antherengewebe am Gynaeceum und Teilen der Blütenhülle u. ähnl. m. hat die Morphologen wiederholt beschäftigt[4]). Auffällige Heterotopien — Brutkörper in leeren Antheridienhöhlen u. a. — beschreibt DOPOSCHEG-UHLÁR für *Marchantia geminata*[5]). Gerade in den generativen Abschnitten des Pflanzenkörpers kann die Mosaikmischung der Charaktere außerordentlich weit gehen, und selbst aus einer Sporentetrade können unter abnormen Umständen Elemente verschiedener Art hervorgehen. NĚMEC beobachtete, daß in petaloiden Antheren (*Hyacinthus*) aus den nämlichen Pollenmutterzellen nebeneinander Gebilde hervorgingen, die sich wie Mikrosporen verhielten, und solche, die nach der Anordnung der in ihnen liegenden Zellkerne als Makrosporen anzusprechen waren[6]) (vgl. Fig. 187).

In allen diesen und vielen anderen Fällen teilen gleichsam Organe verschiedener Art ihre spezifischen Zellen- und Gewebeformen einander mit. In anderen Fällen beschränkt sich der Wechsel auf Teile eines und desselben Organs. Sehr lehrreiche Beispiele liefern die Gallen der

1) PENZIG, Pflanzenteratologie 1890, **1**, 448, 449.

2) PENZIG, a. a. O. 1890, **2**, 377.

3) Vgl. z. B. WEIDEL, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Zynipidengallen der Eiche (Flora 1911, **102**, 279); KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 175, 321.

4) Näheres z. B. bei GOEBEL, Organographie, 2. Aufl. 1913, **1**, 328 ff.; KLEBS, Über künstliche Metamorphosen (Abhandl. Naturforsch. Ges. Halle 1906, **25**); CLARK, Abnormal flowers of *Amelanchier spicata* (Ann. of bot. 1912, **26**, 948).

5) DOPOSCHEG-UHLÁR, Über äußere und innere Brutbecherbildung an den Antheridienständen von *Marchantia geminata* (Flora 1915, **108**, 261).

6) NĚMEC, Über die Pollen der petaloiden Antheren von *Hyacinthus orientalis* L. (Bull. internat. Acad. Sc. Bohême 1898). — Über „Synergidenembryonen" u. a. vgl. z. B. ERNST, Beiträge zur Kenntnis des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana* (Flora 1901, **88**, 37).

Perrisia crataegi, die, wie wir bereits früher hörten, auf den Spreiten der Blätter von *Crataegus* dieselben drüsigen Organe entstehen läßt, die normalerweise nur am Blattrand gefunden werden. Auch andere analoge Heterotopien (Blätter von *Agave*) sind bereits früher (S. 281) besprochen worden.

Selbst innerhalb eines Gewebes kann Heterotopie eintreten.

Vöchting erwähnt Schließzellen, die abnormerweise nicht in der äußersten Zellenschicht, der Epidermis, lagen, sondern in der zweiten[1]). Analoge Befunde beschreibt neuerdings W. Magnus[2]) für die Gallen der *Pontania vesicator* (auf *Salix purpurea*).

Lilienfeld (s. u. Fig. 144) beschreibt Blätter von *Corylus*, deren Palissaden unten — anstatt unter der oberseitigen Epidermis — liegen.

Bei *Puccinia malvacearum* ist der Fall nicht selten, daß der Stiel der Teleutosporen in seinem oberen Teile Sporencharakter annimmt, indem sein Lumen sich erweitert, und seine Membran sich verdickt. Alle erdenklichen Übergangsformen vermitteln zwischen der normalen Ausbildung und dem Endglied der Reihe, bei welchem drei vollentwickelte Sporenzellen erscheinen.

Der Fall schließlich, daß eine Zelle zu heterotopischen Produktionen kommt, indem sie bestimmte Teile an anderen Orten entstehen läßt als unter normalen Umständen, ist verwirklicht, wenn die Hyphenzellen von *Botrytis cinerea* nicht an ihren Außenwänden, sondern an den benachbarte Zellen trennenden Querwänden Konidien entwickeln[3]).

Heterotopien chemischer, das mikroskopische Bild bestimmender Vorgänge haben wir vor uns, wenn im Holz der *Abies*-Arten nach Verwundung oder nach Infektion Harzbildung eintritt, die normalerweise an das Rindengewebe gebunden ist, — oder wenn das Markstrahlgewebe von *Liquidambar* nach Verwundung an der Balsamproduktion teilnimmt (vgl. S. 121 ff.).

Schramm beschreibt eine Form des *Aspergillus niger*, die steril bleibt, gleichwohl aber das schwarze Pigment, das normalerweise die Konidien enthalten, produziert und in Anteilen des vegetativen Myzels sichtbar werden läßt[4]).

* * *

Daß das Auftreten bestimmter Zellen und Gewebeformen normalerweise an bestimmte Zeiten gebunden ist, trifft für die Entwicklung des Früh- und Spätholzes der Laub- und Nadelbäume zu; Heterochronie, d. h. Bildung von — an sich normalen — Zellenarten zur Unzeit liegt dann vor, wenn die normale Koinzidenz bestimmter Jahreszeiten mit der Entstehung bestimmter Zellenformen gestört wird.

---

1) Vöchting, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers 1908, 77.

2) Magnus, W., Die Entstehung der Pflanzengallen usw. 1914, 102. Über Lithozysten in den inneren Schichten des Hypoderms von *Ficus elastica* vgl. Renners kritische Bemerkungen (Die Lithozysten der Gattung *F.* Beih. z. bot. Zentralbl. 1910, Abt. I, **25**, 183, 196).

3) Lindner, Über Durchwachsungen an Pilzmyzelien (Ber. d. D. bot. Ges. 1887, **5**, 153, Tab. VII, Fig. 13).

4) Schramm, R., Über eine bemerkenswerte Degenerationsform von *Aspergillus niger* (Mykol. Zentralbl. 1914, **5**, 20).

Oft untersucht worden ist das Phänomen der falschen oder doppelten Jahresringe[1]). Werden Laubbäume — *Tilia*, *Quercus*, *Sorbus* oder andere — im Sommer gewaltsam entblättert oder durch Insekten (z. B. Raupen von *Liparis dispar*) kahl gefressen und zur proleptischen Bildung neuer Triebe angeregt, so setzt mit dieser trotz der vorgeschrittenen Jahreszeit nochmals die Bildung von Frühholz ein, so daß im Verlaufe einer Vegetationsperiode zwei Ringe im Holzzuwachs sich bemerkbar machen. Verschiedene Baumarten verhalten sich hinsichtlich ihrer Reaktion auf sommerliche Entlaubung sehr verschieden; die Deutlichkeit, mit welcher der überzählige Ring sich markiert, wechselt bei verschiedenen Arten und sogar an verschiedenen Teilen des nämlichen Individuums beträchtlich. Wie Kny schon bemerkte, ist der Doppelring an der Unterseite horizontal abstehender Zweige von *Tilia* deutlicher als an der Oberseite.

Proleptische Gewebebildungen, wie etwa die vorzeitige Bildung von Trennungsgeweben, gehören in das Arbeitsgebiet der Physiologen.

Lokale Beschleunigung der Gewebeentwicklung erreichte Schilling durch Paraffinierung der Achsen von *Artocarpus incisa*: nach seinen Angaben entstehen unter dem Einfluß des Paraffins in der Rinde Steinzellen, d. h. Elemente, „die normalerweise erst mehrere Vegetationsperioden später zur Ausbildung gelangt wären"[2]).

* * *

Schließlich — daß sich normale Zellen zu anders gestalteten Gruppen vereinigt zeigen als in normalen Individuen, ist bei den abnorm gestalteten Organen, die den Teratologen beschäftigen, keine seltene Erscheinung. Bei der Fasziation oder Verbänderung gibt z. B. das Mark seine normale Form auf und verwandelt sich aus einem Zylinder zu einem mehr oder minder dünnen, plattenartigen Gebilde, dessen Grenzfläche dem Leitbündelgewebe gegenüber ganz erheblich sich vergrößert. Abnorme Blattwirtelbildung pflegt sich mit abnormer Verteilung der Gefäßbündel in den Achsen zu kombinieren u. ähnl. m.[3]).

---

1) Kny, Über die Verdoppelung des Jahresringes (Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg 1879; dort die ältere Literatur); Wilhelm, Die Verdoppelung des Jahresringes (Ber. d. D. bot. Ges. 1883, **1**, 216); Kühns, Die Verdoppelung des Jahresringes durch künstliche Entlaubung (Bibl. bot. 1910, **70**; dort weitere Literaturangaben); vgl. auch Petersen, Undersøgelser over traeernes aarringe (Kgl. Danske Vidensk. Selskb. Raekke VII 1904, Afd. 1, Nr. 3, p. 165). — Späth hat eingehende Untersuchungen darüber angestellt, welche Wirkungen proleptisches Austreiben der Knospen ohne vorausgegangene Entblätterung auf die Holzstruktur und die Bildung falscher Jahresringe hat; als „Wundholzringe" bezeichnet er die nach Dekapitation und dadurch hervorgerufenes regeneratives proleptisches Knospentreiben verursachten Anomalien in der Holzstruktur (Vorherrschen parenchymatischer Elemente); vgl. Späth, K. L., Der Johannistrieb, ein Beitrag zur Kenntnis der Periodizität und Jahresringbildung dikot. Holzgew. 1912, 70 ff.; Einwirkung des Johannistriebes auf die Bildung von Jahresringen (Mitteil. d. Dendrol. Ges. 1913, **22**, 118).

2) Schilling, a. a. O. 1915, 272.

3) Über die Anatomie einiger Terata vgl. z. B. Gain, Sur la tricotylie et l'anatomie des plantules de *Phaseolus* tricotylés (Rev. gén. de bot. 1900, **12**, 369); Buscalioni e Lopriore, Il pleroma tubulosa, l'endodermide midollare, la frammentazione desmica e la schizorrizia nelle radici della *Phoenix dactylifera* L. (Atti| Accad. Gioenia 1910, sér. 5, **3**); Guillaumin, Remarques anatom. sur la syncotylie et la monocotylie de quelques plantules de Dicot. (Rev. gén. de bot. 1912, **24**, 225); Streitwolf, Über Fasziationen, Dissertation, Kiel 1912; Dubard, Sur quelques cas tératol. de germination

Von großem allgemeinen Interesse sind die normal gebauten, aber abnorm geformten Peridermmassen, die BUDER[1]) in *Laburnum Adami* fand. Ähnlich den mit marginater Panaschierung ausgezeichneten Pflanzen ist auch ADAMS Goldregen eine Periklinalchimäre; seine Epidermis gehört zur Spezies *Cytisus purpureus*, der von der Epidermis umspannte Teil zu *Laburnum vulgare*. Beide Arten unterscheiden sich histogenetisch z. B. dadurch, daß *Cytisus purpureus* sein Periderm aus der Epidermis, *Laburnum vulgare* aus dem hypodermalen Grundgewebe bildet.

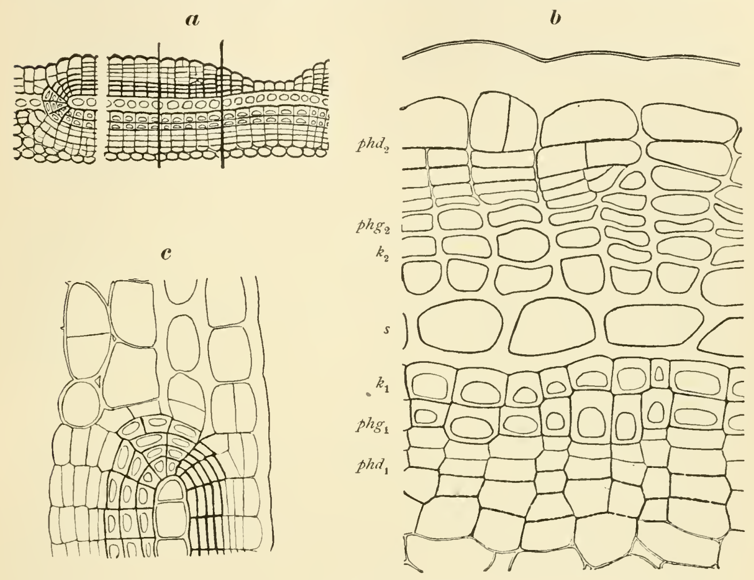


Fig. 188.

Doppelperiderm an *Laburnum Adami*. *a* Orientierungsskizze, *b* ein Ausschnitt bei stärkerer Vergrößerung: *s* die ursprünglich subepidermale Schicht, K_1, phg_1 und phd_1 Kork, Phellogen und Phelloderm des *Laburnum vulgare*; K_2, phg_2 und phd_2 die entsprechenden Teile des *Cytisus purpureus*; *c* Vereinigungsstelle der beiden Korkplatten (schematisiert). Nach BUDER.

Hier und da tritt nun der Fall ein, daß bei *Laburnum Adami* an der nämlichen Stelle beide Komponenten zur Korkbildung schreiten, so daß übereinander zwei Korkkambien und zwei selbständige, histologisch verschiedene Peridermplatten entstehen. Finden die beiden Korkkambien den Anschluß aneinander, so entsteht eine kontinuierliche Korkkambiumzone, die hinsichtlich der Richtung ihrer Korkzellenproduktion mit den früher beschriebenen nekro-

chez le chou-fleur et le chou-milan (Rev. gén. de bot. 1914, **25** bis, 203); SIRKS, Die Natur der pelorischen Blüte (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1915, **14**, 71).

1) BUDER, Studien an *Laburnum Adami* (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1911, **5**, 209; dort weitere Literaturangaben).

tische Herde umkapselnden Wundkorkkambien übereinstimmt: beide Lagen des Korkkambiums bilden den Kork zentripetal, das Phelloderm zentrifugal; das epidermisbürtige Phellogen des *Cytisus purpureus*-Anteils betätigt sich dabei in umgekehrter Orientierung als unter normalen Umständen[1]).

* * *

Zellen, welche von den der normalen Pflanze irgendwie abweichen, kommen zwar durch dieselben histogenetischen Prozesse zustande wie diese; ihre besonderen Qualitäten bekommen sie aber dadurch, daß die einzelnen histogenetischen Teilprozesse sich mit anderer Intensität abspielen als unter normalen Verhältnissen oder sich miteinander anders kombinieren als bei der Produktion der normalen Zellen.

Viele der oben geschilderten Anomalien zeigen klar, daß die histogenetischen Prozesse, die normalerweise in bestimmter Folge und bestimmtem Rhythmus sich abzuspielen pflegen, durchaus unabhängig voneinander werden können. Bei wachsenden Wurzelhaaren u. a. hält die Volumenzunahme der Zelle gleichen Schritt mit der Neubildung von Membranmasse, — wir können aber das Wachstum der Zelle hemmen und sehen doch die Zelluloseproduktion ihren Fortgang nehmen (s. o. S. 300). Zellteilung und Kernteilung sogar sind unabhängig voneinander: auch in Pflanzen, die unter normalen Verhältnissen nur einkernige Zellen enthalten, entstehen vielkernige Elemente, wenn die Bedingungen zur Querwandbildung aus irgendeinem Grunde nicht erfüllt sind; andererseits kann die Kernteilung „gehemmt" werden, auch wenn das Wachstum der Zellen seinen Fortgang nimmt.

Ebenso „selbständig" wie die genannten Teilprozesse sind diejenigen, welche den Zellen ihre charakteristische „innere Ausgestaltung" geben, d. h. welche die Differenzierung der Zellen und Gewebe ausmachen: die Prozesse der Gewebedifferenzierung, die normalerweise nach einer bestimmten Zahl von Zellteilungen sich abspielen, können abnorm früh eintreten, bevor die „normale" Zellenzahl vorliegt, oder können ausbleiben, auch wenn die übliche Zahl bereits erreicht oder gar überschritten ist u. dgl. m.

Nach der Art und der Zahl der histogenetischen Teilprozesse, die zur Bildung eines abnormen Gewebes führen, können wir eine Reihe konstruieren, die mit den einfachsten Hypertrophien beginnt und mit den kompliziertesten Hyperplasien endet. Lediglich Wachstum der Zellen beobachteten wir beim Zustandekommen vieler hyperhydrischer Gewebe, Wachstum nebst Plasmavermehrung z. B. bei den Gallenhypertrophien; Wachstum, Plasmavermehrung und Kernteilung führen zur Bildung der vielkernigen Riesenzellen; die nämlichen Prozesse nebst Querwandbildung sehen wir bei allen Hyperplasien sich abspielen: im vorigen Kapitel, zumal bei Besprechung der prosoplasmatischen Gallen, hat

1) Anatomische Untersuchungen über andere Periklinalchimären, die *Crataegomespili*, hat Meyer (Die *Cr.* von Bronvaux. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1915, **13**, 193) gegeben: diese bestehen aus einem Kern von *Crataegus monogyna* und einer Hülle von *Mespilus germanica; Cr. Asnieresii* ist haplochlamyd, d. h. er weist nur eine Zellenlage des hüllebildenden Komponenten auf, — *Cr. Dardari* ist diplochlamyd, d. h. Epidermis und eine Grundgewebslage stammen von *Mespilus germanica*.

sich gezeigt, in welch mannigfaltiger Kombination die verschiedenartigen Differenzierungsvorgänge sich mit den Teilungsprozessen verbinden können, welche die hyperplastische Gewebewucherung zustande kommen ließen. An *Solanum tuberosum* können nach den Untersuchungen VÖCHTINGS[1]) Knollen zustande kommen, auch ohne daß sich in ihnen die üblichen Stärkemassen ablagern usw. Selbst an der nämlichen Zelle können sich die Differenzierungsprozesse in abnormer Weise kombinieren derart, daß verschiedene Teile der Zelle verschiedene histologische Charaktere annehmen: die intermediären Zellenformen z. B., die HABERLANDT[2]) im Holz von *Cytisus laburnum* fand, haben in einer ihrer beiden Hälften durchaus den Charakter der Libriformfaser, in der anderen den der Ersatzfaser, und bei Besprechung der Wundholzstrukturen haben wir erfahren, daß unter dem Einfluß der Verwundung junge Abkömmlinge des Kambiums an ihren beiden Polen sich verschiedenartig ausbilden können (*Abies cephalonica*, vgl. Fig. 34).

Über die verschiedenen Zellenformen, die in pathologischen Geweben auftreten, ist im speziellen Teil und im vorliegenden Kapitel eingehend berichtet worden. Finden sich unter ihnen solche, die wir als „neu" für die betreffende Pflanzenspezies bezeichnen dürfen, — und in welchem Sinne haben sie etwa für „neu" zu gelten?

Namentlich für die Gallen, die auffälligsten abnormen Gewebe der Pflanzen, ist die Frage schon wiederholt gestellt und in verschiedenem Sinne beantwortet worden.

GÖBEL[3]) spricht sich dahin aus, daß bei den Gallen weder morphologisch etwas Neues noch „neue, sonst in der Pflanze nicht vorkommende Gewebebestandteile" zustande kommen. „Neu ist nur die Kombination des der Pflanze Möglichen, die Eigenschaften, welche die wechselnden Bilder des Kaleidoskops liefern. Mittelbildungen zwischen zwei Organen entstehen dabei sehr häufig." Eine Anmerkung bringt dann den Zusatz: „Übrigens fanden sich Zellformen, die bei ungestörter Entwicklung nicht vorhanden sind, namentlich auch bei Haarbildungen der „Erineum"-Gallen. Diese durch Milben verursachten Haarbildungen stehen gleichfalls im Dienste der Parasiten und weichen von den normalen Haargebilden der betreffenden Pflanzen ab." GÖBELS Auffassung scheint APPEL[4]) zu teilen. — Anderer Ansicht ist BEYERINCK[5]). Nach ihm sind in der Tat „neue" Zellen- und Gewebeformen in den Gallen — zumal den Vertretern des *tinctoria*- und *kollari*-gallentypus — anzutreffen. Ebenso urteilen HERBST[6]), BERTHOLD[7]) u. a.

1) VÖCHTING, a. a. O. 1900.

2) HABERLANDT, Physiol. Pflanzenanatomie, 4. Aufl. 1909, 601.

3) GÖBEL, Organographie, 1. Aufl. 1898, **1**, 169, 170.

4) APPEL, Über Phyto- und Zoomorphosen. Königsberg 1899.

5) BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Zynipidengallen. Amsterdam 1882.

6) HERBST, Über die Bedeutung der Reizphysiologie, 2. T. (Biol. Zentralbl. 1895, **15**, 721).

7) BERTHOLD, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation 1898, **1**, Einleitung, 9. Hierzu auch GÖBEL in Flora 1899, **86**, 234. Vgl. auch PRILLIEUX, Etude sur la formation et le développ. de quelqu. galles (Ann. sc. nat. bot. 1876, sér. 6, **3**, 135); vgl. auch KÜSTER, Beiträge zur Anatomie der Gallen (Flora 1900, **87**, 176 ff.).

Von den Vertretern der gegenteiligen Auffassung nenne ich noch DE VRIES[1]). Nach ihm sind die Gallen auch bei höchster Differenzierung nur aus solchen anatomischen Elementen aufgebaut, welche auch sonst in der sie tragenden Pflanze gefunden werden; „nur die der eigentümlichen, sich später in ein dünnwandiges Nahrungsgewebe verändernden Steinzellenschicht mancher Zynipidengallen machen eine bisher nicht völlig erklärte, jedoch wohl nur scheinbare Ausnahme“[2]). —

Unter denselben Gesichtspunkten wie die Gallen verdienen auch alle anderen abnormen Gewebebildungen untersucht zu werden. BERTHOLD (a. a. O.) erwähnt die abnormen Zellen, die bei Regenerationen und Wundheilungen zu beobachten sind. Zu gleichen Resultaten kam früher bereits VÖCHTING[3]), der in Wundgeweben u. a. neuartige Zellen entstehen sah.

Die Uneinigkeit der Autoren erklärt sich zweifellos durch Unklarheit in der Fragestellung. Daß auch die absonderlichsten Hyperplasien hinsichtlich des zellularen Charakters ihres Baues den normalen Pflanzenteilen gleichen, ist nie bestritten worden; die Frage ist: wie müssen abnorme Zellen beschaffen sein, wenn sie als „neue“ Zellenarten bezeichnet werden dürfen? Offenbar haben die genannten Forscher diese Frage verschieden beantwortet und sind daher auch bei ihren Schlußfolgerungen zu verschiedenen Resultaten gekommen. Wir werden uns vor allem über die Vorfrage ins klare kommen müssen, bevor wir das oft behandelte Problem von neuem aufnehmen.

„Neue“, d. h. vom Normalen abweichende Qualitäten lassen sich nach verschiedener Richtung erwarten: die Größenverhältnisse können „neue“ sein oder die Formen oder schließlich die innere Ausgestaltung der Zellen. Wir werden hiernach die abnormen Zellen auf ihre Größe, Form und innere Ausgestaltung hin mit den normalen vergleichen müssen.

Größe der Zellen. — Abgesehen von den ungegliederten Milchröhren, die sich durch (theoretisch) unbegrenztes Wachstum auszuzeichnen scheinen, kommt jeder Zellenart der gewebebildenden Pflanzen eine bestimmte, schon früh erreichte Größe zu, die unter „normalen“ Bedingungen[4]) bei der einzelnen Spezies nur innerhalb enger Grenzen schwankt[5]).

Wir sahen aber früher, daß Zellen der verschiedensten Gewebeformen hypertrophieren, d. h. über das Normalmaß hinaus ihr Volumen vergrößern können, ohne daß durch nachfolgende Teilungen das Volumen der Zellen wieder reduziert würde. Zu erörtern bleibt, ob nicht vielleicht die größten Zellen, die innerhalb eines normal entwickelten Pflanzenkörpers anzutreffen sind, das für die betreffende Spezies gültige Maximalvolumen anzeigen, über das hinaus keine Zelle irgendeines Gewebes jener

1) DE VRIES, Intrazelluläre Pangenesis 1889, 117.

2) Nach WEIDELS Untersuchungen (a. a. O. 1911) tritt die Verwandlung der Steinzellen in der von BEYERINCK beschriebenen Art und Weise **nicht** ein; vgl. oben S. 188.

3) VÖCHTING, Über Transplantationen am Pflanzenkörper 1892; Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **34**, 1).

4) Die Schwierigkeiten der Umgrenzung des „Normalen“ sind bereits wiederholt erörtert worden; wir sprechen hier von den in der Natur gefundenen Durchschnittswerten.

5) Messungen z. B. bei SIERP (s. o. S. 209, Anm. 2).

Spezies hypertrophieren kann — derart, daß hinsichtlich der Zellengröße die Pflanze nichts liefere, was nicht bereits unter normalen Verhältnissen in irgendwelchen Organen ihres Körpers erreicht wird.

Am leichtesten lassen sich die Verhältnisse bei den primitiven Organismen übersehen, die unter normalen Verhältnissen nur Zellen einer Größe entwickeln, wie z. B. den Bakterien. Die oft riesigen Involutionsformen der Spaltpilze lehren ohne weiteres, daß unter abnormen Verhältnissen die Zellen weit über das Normalmaß hinaus wachsen können, ohne daß bestimmte Grenzen erkennbar wären. Die von Gerassimoff studierten, abnorm großen Konjugatenzellen sind insofern besonders interessant, als wir hier infolge uns bekannter innerer Veränderungen der Zellen (Zunahme des Kerninhalts) den Rhythmus Wachstum-Zellteilung derart modifiziert sehen, daß erheblich größere Zellen als unter normalen Umständen entstehen.

Ganz ebenso liegen die Verhältnisse bei den höheren Pflanzen; auch bei ihnen finden wir keine Stütze für die Annahme, daß ein im normalen

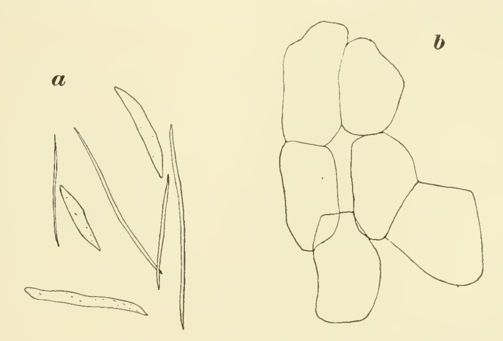


Fig. 189.
Vergleich normaler und abnormer Zellen auf ihre Größe. *a* einige normale Libriformfasern und Gefäßstücke von *Quercus*. *b* Zellen aus der Galle von *Neuroterus baccarum* (auf *Quercus*). Gleich starke Vergrößerung.

Pflanzenkörper festgelegtes Grenzvolumen bestimmend sei für die unter abnormen Verhältnissen erwachsenen Zellen. Fig. 189 stellt links einige Libriformfasern und Gefäßstücke von *Quercus* dar, rechts einige Zellen der von *Neuroterus baccarum* erzeugten Eichengalle: daß hier die abnormen Zellen das Volumen der normalen weit hinter sich lassen, bedarf keiner weiteren Erläuterung.

Daß die Zellen eines Gewebes unter abnormen Verhältnissen erheblich größer werden als die entsprechenden normalen, ist häufig; daß sie erheblich kleiner ausfallen, ist seltener. Gleichwohl existieren auch nach unten zu keine festen von der Struktur normaler Individuen ablesbare Grenzen. Ich erinnere an die S. 208 beschriebenen Zwerg-Desmidiazeen, an die überaus englumigen Myzelfäden, die man in nährstoffarmen Lösungen entstehen sieht u. ähnl.

Wir resumieren: Hinsichtlich ihrer Größe sind die Zellen einer Pflanze bei pathologischer Entwicklung nicht an das gebunden, was die normale Pflanze bereits leistet. —

Form der Zellen. — Die Form umhäuteter Zellen ist bei den Pflanzen identisch mit der Form ihrer Zellulosehülle. Die Form der letzteren wird bestimmt durch die Art ihrer Entstehung, durch Raumverhältnisse u. a., besonders aber durch die Flächenwachstumsvorgänge, die sich an der Membran abspielen.

Die wachsenden Zellen eines *Spirogyra*-Fadens bleiben zylindrisch, so lange die neu hinzukommenden Zelluloseteilchen allseits gleichmäßig in longitudinaler Richtung zwischen die vorhandenen eingelagert werden. Entsteht ein Kopulationsast, so müssen an einer bestimmten Stelle der zylindrischen Wand in longitudinaler und tangentialer Richtung Einlagerungen stattgefunden haben. Wenn unter der Einwirkung von Äther tonnenförmig geschwollene Zellen entstehen (s. o. S. 254), so müssen wir annehmen, daß in tangentialer Richtung neue Teilchen in die Membran eingelagert worden sind, und zwar in der Mitte der Zelle reichlicher als an den beiden Enden. Unter abnormen Verhältnissen finden also an den Zellen anders verteilte Einlagerungen statt, entstehen somit andere Formen als unter normalen Bedingungen.

Noch lehrreicher ist die Betrachtung der oben (S. 243) beschriebenen deformierten Wurzelhaare, Pilzhyphen usw. Unter abnormen Verhältnissen treten die verschiedensten Abweichungen auf: es entstehen keulige oder kugelige Formen; wachsen die unter der Spitze liegenden Abschnitte stärker als diese selbst, so entstehen becherartige Formen, usw., usw. — es gibt überhaupt keine Formen, die nicht durch abnorme Modifikation des Flächenwachstums zustande kommen könnten, und die wir nicht tatsächlich an den genannten Objekten unter abnormen Bedingungen auftreten sehen.

Die Frage, ob das Formenrepertorium der normalen Zellen maßgebend ist für die unter abnormen Verhältnissen möglichen Deformationen, ist durchaus zu verneinen. Ich erinnere an die Bakterien, die bei normaler Entwicklung nur Zellen von Stäbchenform entwickeln, deren Involutionsformen aber in der mannigfaltigsten Weise aufgeschwollen, gewunden oder verzweigt erscheinen. Ebenso wie hinsichtlich der Größe, steht auch betreffs der Form den abnormen Zellen ein — ich möchte sagen, unbegrenzter Spielraum offen. Daß für die höheren Pflanzen das gleiche gilt, lehren die merkwürdigen Erineumhaare (Fig. 40), die zweiarmigen Trichome der Galle des *Neuroterus numismalis* (Fig. 119) u. a. m. — unter normalen Verhältnissen entstehen an den erineumtragenden Gewächsen und an der Wirtspflanze der *numismalis*-Galle niemals Zellen von jener Form.

Wir können somit konstatieren, daß Intensität, Lokalisation und Richtung des Membranwachstums und damit die Zellenform beeinflußt werden durch die Summe aller auf die Zelle einwirkenden (inneren und äußeren) Faktoren, und daß unter abnormen Verhältnissen in der Tat „neue“ Zellenformen zustande kommen können. —

Wie mannigfaltig selbst die mitten im Gewebeverband eingeschlossenen Zellen sich gestalten können, bringen Fig. 154 und 155 in Erinnerung.

Innere Ausgestaltung der Zellen. — Mit den Grenzen, welche für den Entwicklungsgang der Pflanzenzellen auch unter abnormen Verhältnissen maßgebend bleiben, werden wir erst bei Berücksichtigung der inneren Ausgestaltung der Zellen bekannt.

Es war früher wiederholt davon die Rede, daß Zellen der verschiedensten Art und Herkunft unter bestimmten abnormen Verhältnissen ihnen fremde Charaktere annehmen können, die vielfach auf Veränderungen

in der physiologischen Wirksamkeit der Zellen Schlüsse zu ziehen gestatten: Zellen, die unter normalen Verhältnissen farblos bleiben, entwickeln Chloroplasten, dünnwandige Zellen bekommen durch Membranverdickung eine besondere (z. B. netzartige) Wandstruktur usw. Nähere Betrachtung lehrt nun, daß das abnorme Ergrünen nur bei Pflanzen eintritt, die auch unter normalen Verhältnissen irgendwo Chloroplasten entwickeln, daß ferner abnorme netzförmige Wandverdickungen nur bei Pflanzen auftreten, bei welchen auch für bestimmte normale Elemente bereits derselbe Ausgestaltungsprozeß bekannt ist. Die Eigenschaften des Plasmas, die als Voraussetzung zur Bildung des Chlorophylls, bestimmter Wandverdickungen usw. zu betrachten sind, entstehen also nicht „neu" unter dem Einflusse bestimmter abnormer Verhältnisse, sondern betätigen sich nur in Zellen oder Geweben, in welchen bei normalem Entwicklungsgange die äußeren und inneren Bedingungen für Chlorophyllbildung usw. nicht verwirklicht sind, in welchen also bestimmte Fähigkeiten des Plasmas latent bleiben mußten.

Obwohl die Pflanze hinsichtlich der inneren Ausgestaltung ihrer Zellen auch unter abnormen Verhältnissen stets mit denselben Fähigkeiten auskommen muß, die bereits im normalen Entwicklungsgange sich betätigen können, so können doch in der Weise alle möglichen neuartigen Zellenarten zustande kommen, daß sich die bekannten Differenzierungsprozesse an größeren oder kleineren oder an anders geformten Zellen oder an den Zellen anderer Organe abspielen als unter normalen Verhältnissen: ich erinnere an die eigenartigen Kallushypertrophien der Orchideen (Fig. 28), die parenchymatischen Tracheïden im Kallusgewebe (Fig. 37), an die verzweigten Holzfasern (Fig. 154), an die in Prothallien zuweilen auftretenden Tracheïden und andere bei Besprechung der Heterotopie erledigte Fälle.

Weiterhin ist zu beachten, daß bestimmte, vom normalen Entwicklungsgange her bekannte Prozesse mit abnormer Intensität — schwächer oder stärker als unter normalen Verhältnissen — sich betätigen können, und daß ferner die Teile einer Zelle untereinander ungleiche Ausbildung erfahren können, wenn die maßgebenden Bedingungen nicht an allen Teilen der Zelle in gleicher Weise zur Geltung kommen. Pflanzen, welche die Fähigkeit zur Sklereïdenbildung besitzen, können unter abnormen Verhältnissen ungewöhnlich dünnwandige und abnorm starkwandige Sklereïden erzeugen, oder es entstehen statt allseits gleichmäßig verdickter Zellen einseitig verdickte und dergleichen mehr (Fig. 124).

So lange es nicht gelungen ist, die Zellen chlorophyllfreier Pflanzen zum Ergrünen zu bringen, die Gewebe von Zellkryptogamen zur Erzeugung von Tracheïden zu veranlassen, so lange nicht in abnormen Geweben sklereïden- oder stereïdenfreier Pflanzen Steinzellen oder Fasern gefunden werden, dürfen wir an der Annahme festhalten, daß für die Ausgestaltung der Zellen unter abnormen Verhältnissen immer und überall nur die „normalen" Fähigkeiten der Zellen in Frage kommen, und niemals neue Qualitäten auftreten. Sollte es jemals glücken, neue Qualitäten experimentell hervorzurufen, so wird damit eine phylogenetische Frage gelöst und eine neue Spezies entstanden sein.

Nach allem, was wir bisher wissen, kommen die abweichenden Strukturen der abnormen Gewebe dadurch zustande, daß Wachstums- und Ge-

staltungsvorgänge sich anders kombinieren als unter normalen Verhältnissen. Wie „ein Klavier vermöge seines Baues dazu befähigt ist, auch solche Harmonien und Disharmonien ertönen zu lassen, an die man bei seiner Konstruktion nicht dachte, und die auch bis dahin nie erklangen, vermag auch der Organismus vermöge seines Baues und seiner Eigenschaften und der hierdurch bedingten Fähigkeiten, Reaktionen auszuführen, die normal nicht eintreten, die sich vielleicht niemals in seinen Ahnen abspielten[1]." Wollen wir die bei der Gallenbildung usw. eintretenden Gestaltungsprozesse als abnorme Kombination normaler Komponenten verstehen, so dürfen wir aber nicht die einzelnen Zellen, aus welchen sich die normalen und abnormen Gewebe zusammensetzen, miteinander vergleichen, sondern müssen in der Analyse noch weiter gehen und die einzelnen Teilprozesse vergleichen, durch welche die Zellen der normalen und abnormen Gewebe zustande kommen. Vergleichen wir die Zellen als Ganzes miteinander, so kommen wir zu dem Resultat, daß der Organismus allerdings „Neues" zu produzieren vermag; halten wir uns an die einzelnen Teilprozesse, so erkennen wir, daß das „Neue" denselben Prozessen und denselben Qualitäten des Plasmas seine Entstehung verdankt, wie die normalen Elemente: denn die Lokalisation, die Intensität und die Kombination dieser verschiedenen Teilprozesse können je nach den wirksamen Bedingungen sehr verschieden ausfallen und die mannigfaltigsten Produkte zustande kommen lassen.

Hiermit sind, wie ich glaube, auch die Widersprüche in den Angaben der oben genannten Autoren erklärt: je nachdem wir die fertigen Zellen selbst miteinander vergleichen oder die Teilprozesse, durch welche jede einzelne zustande kommt, ins Auge fassen, werden wir uns für das Zustandekommen „neuer" Elemente oder im entgegengesetzten Sinne aussprechen müssen.

Die einzelnen Teilprozesse, welche den Werdegang der verschiedenen normalen Zellen zusammensetzen, können nun in so mannigfaltiger Weise sich miteinander kombinieren, daß buchstäblich eine unendliche Fülle von Zellen- und Gewebeformen möglich wird. Ich erinnere an die Gallen, besonders an die prosoplasmatischen: die oben beschriebenen Beispiele werden eine Vorstellung von dem Formenreichtum ihrer Gewebe gegeben haben. Wir müssen uns vorbehalten, auf diejenigen Kombinationen der Zellenqualitäten, welche für ein bestimmtes Gewebe oder Organ oder für eine bestimmte Spezies neu sind, im folgenden Kapitel zurückzukommen. —

Die Mannigfaltigkeit in den Reaktionen der Zellen und Gewebe entspricht der Mannigfaltigkeit in der Kombination der wirksamen Faktoren, die ebenfalls ins Unbegrenzte variiert werden kann. Wir wollen uns die unterschiedlichen Reaktionen, die bei den Gallenbildungen u. a. vorliegen, nicht durch prästabilierte Reaktionsmechanismen erklären, von welchen bald der eine, bald der andere ausgelöst wird, sondern durch die variierte Kombination der wirksamen (inneren und äußeren) Faktoren: die Wirkungsweise jedes einzelnen Faktors bleibt an dem nämlichen Substrate und unter gleichen Bedingungen stets die gleiche: die Mannigfaltigkeit in den Gewebeprodukten der Pflanze erklärt sich durch die eigenartige Kombination der verschiedenen wirksamen Faktoren, von welchen später eingehend zu sprechen sein wird.

---

1) PFEFFER, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. 1901, **2**, 171.

Trotz allen Verschiedenheiten, die die Reaktionen verschiedener Gewebearten auf die nämlichen Reize erkennen lassen, wird daran festzuhalten sein, daß in allen lebenden Pflanzenzellen, auch in den Zellen der höheren Pflanzen, die Potenz zur Entwicklung aller histologischen Charaktere, die der betreffenden Spezies zukommen, schlummert, — daß alle Zellen entweder unmittelbar alle jene Charaktere anzunehmen befähigt sind oder doch nach Wachstum und Teilung Tochter- und Enkelzellen liefern können, welche irgendwelche histologischen Charaktere aus dem Repertoire der betreffenden Spezies annehmen. Die verschiedenen Zellenformen, aus welchen sich ein Pflanzenorgan aufbaut, unterscheiden sich hiernach nicht prinzipiell voneinander hinsichtlich der in ihnen liegenden Potenzen, sondern durch die unterschiedliche Reaktionsfähigkeit bestimmten Bedingungen gegenüber. In der Tat sehen wir, daß nicht nur aus Epidermiszellen (*Begonia* u. a.), aus Markzellen, aus Kambium oder sekundärem Rindengewebe (Kallus an *Populus*-Stecklingen) usw. neue Vegetationspunkte entstehen können, und von diesen sich alle für die Pflanzenart charakteristischen Gewebeformen ableiten, sondern auch ohne Vermittlung eines neugebildeten Urmeristems — allerdings meist nach mehreren Zellenteilungen — und unter Einwirkung der verschiedensten Faktoren alle möglichen Zellenformen aus Gewebematerial hervorgehen, die normalerweise nichts mit jenen zu tun haben. Antheridien entstehen auf Farnprothallien nicht immer oberflächlich, sondern zuweilen auch im Inneren des Gewebes[1]). Überraschender sind vergleichbare Anomalien im Gewebe höherer Pflanzen: Schließzellen entstehen unter normalen Umständen nur in der oberflächlichsten Zellenlage der Organe, Vöchting und Magnus sahen sie abnormerweise auch in der zweiten Zellschicht entstehen (s. o. S. 315). Periblemzellen verwundeter Wurzeln können zu typischen Wurzelhaaren heranwachsen[2]), die sonst nur aus der Epidermis hervorgehen. Bei der Entstehung der Gallen des *Oligotrophus annulipes* (auf *Fagus*) wachsen die Zellen der obersten Palissadenschicht der Blätter zu typischen Haaren aus (Fig. 95)[3]), und die endogenen Gallen, welche viele Zynipiden auf den Eichen erzeugen, sind von typischer stomatatragender Epidermis umkleidet. Aus dem vom Grundgewebe sich ableitenden Phellogen können Epidermiszellen hervorgehen (s. o. S. 142), Grundgewebszellen zu typischen Gefäßsträngen sich umwandeln (S. 144) usw.; vor allem sehen wir bei der Gallenbildung auch aus den Grundgewebsformen des Mesophylls, der primären Rinde usw. die verschiedensten anderen zartwandigen und dickwandigen Grundgewebsformen hervorgehen. Kreh fand, daß jugendliche Rhizoiden von Lebermoosen noch regenerationsfähig sind[4]), und bei *Pteris longifolia* können die neben dem spermatogenen Gewebe liegenden vegetativen Zellen „ausnahmsweise“ Spermatozoen liefern[5]), — kurzum aus jedem Gewebe kann alles werden[6]).

1) Vgl. z. B. Mottier, Beobachtungen über einige Farnprothallien mit Bezug auf eingebettete Antheridien und Apogamie (Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, **56**, 65); dort weitere Literaturangaben.

2) Němec, Studien über Regeneration 1905, 311.

3) Vgl. Küster, Gallen der Pflanzen 1911, 223 (Fig. 117).

4) Kreh, Über die Regeneration der Lebermoose (Nova acta Acad. Leop.-Carol. 1909, **90**, 213).

5) Pfeiffer, Abnormalities in prothallia of *Pteris longifolia* (Bot. Gaz. 1912, **53**, 436).

6) Vgl. auch die oben (S. 313 ff.) bei Besprechung der Heterotopien angeführten Beispiele.

Eine Spezifität der Gewebe, wie sie für die tierischen und menschlichen Gewebe in Anspruch genommen zu werden pflegt, existiert also bei den Pflanzen nicht[1]). Stoßen wir hiermit wirklich auf einen prinzipiellen Unterschied zwischen tierischen und pflanzlichen Geweben? oder erklärt sich vielleicht die Differenz dadurch, daß der Entwicklungsgang der tierischen Gewebe vorzugsweise durch „innere“ Faktoren bestimmt und vom Wechsel „äußerer“ Faktoren, mit welchem wir im Experiment arbeiten, nicht so energisch beeinflußt wird, wie der Entwicklungsgang der Pflanzengewebe? Die Feststellung, daß bei diesen eine Spezifität fehlt, ermutigt zu erneuter Revision der Frage für die tierischen Gewebe — auch die Gewebe der höheren Tiere[2]).

---

1) Vgl. KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 299; derselben Auffassung hat auch VÖCHTING Ausdruck gegeben (Untersuchungen zur experimentellen Anatomie nnd Pathologie 1908, 98 ff.). Die Vorgänge der Regeneration der Wurzeln und zwar ihren Ablauf unter normalen äußeren Bedingungen hat NĚMEC mit Rücksicht auf die Frage nach der Spezifität der Pflanzengewebe eingehend erörtert und ist dabei zu ähnlichen Resultaten gekommen, wie unsere obigen Ausführungen sie ergeben haben (Studien über die Regeneration 1905, 308 ff.): „Das Dermatogen kann weder Periblem- noch Pleromelemente bilden, das Periblem kann direkt das Dermatogen aus sich differenzieren, nicht jedoch das Plerom. Sich selbst kann es in nennenswertem Maße nur in den jüngsten Zonen ergänzen, in den vom Vegetationspunkt weiter entfernten Partien wird diese Fähigkeit auf seine inneren Zellenschichten beschränkt. Das Plerom besitzt die Fähigkeit, ein Meristem zu bilden, dessen Produkte eine neue Epidermis (Dermatogen), Periblem- und Pleromelemente abgeben können (a. a. O. 313).“ Dieser Unterschied im Verhalten verschiedener Gewebelagen und die von NĚMEC gefundene Beschränkung ihrer Entwicklungsmöglichkeiten gelten, wie NĚMEC ausdrücklich hervorhebt, freilich nur für das unter normalen Außenbedingungen beobachtete Verhalten der Zellen und Gewebe. Andererseits stimmen die von ihm gefundenen Unterschiede zwischen Dermatogen und Plerom usw. überein mit den bei früheren Gelegenheiten von uns wiederholt konstatierten trägeren Reaktionen der Epidermiselemente gegenüber dem Verhalten der Grundgewebsanteile u. a.; daß aber selbst die trägen Epidermiszellen zu überraschenden Umbildungen angeregt werden können, lehren gerade die Gallen (Fig. 98 oder 108). Ihre Ontogenese stützt die Theorie von der Totipotenz aller lebenden Zellen einer Pflanzenspezies, nach der es nur auf die richtige Kombination aller Bedingungen ankommt, um aus beliebigen Anteilen einer Pflanze alle möglichen der betreffenden Spezies erreichbaren Zellenformen zu erziehen. Über die ähnlich sich abstufenden Unterschiede im Verhalten der Gewebelagen eines Agarizeenfruchtkörpers (*A. campestris*) hat W. MAGNUS berichtet (Über die Formbildung der Hutpilze. Arch. f. Biontologie 1906, **1**, 85). Analoge Beispiele ließen sich auch aus dem Forschungsgebiet der Zoologen anführen. — Die Frage nach der Totipotenz pflanzlicher Zellen ist schon wiederholt diskutiert worden. PFEFFER erörtert (Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. 1901, 171) die Möglichkeit, daß aus Pollenschläuchen vollständige Pflanzen zu erziehen sind. In der Tat ist bereits festgestellt worden, daß auch mit der Chromosomenzahl der Zellen bzw. Kerne über das Entwicklungsschicksal der Zellen nichts Endgültiges und Ausschließendes präjudiziert ist, daß haploide Zellen auch diejenigen Formen liefern können, die der diploiden Generation des unter normalen Bedingungen sich entwickelnden Individuums angehören — und umgekehrt. Besonders aufschlußreich sind die von MARCHAL angestellten Versuche über experimentell erzeugbare bivalente und tetravalente Moosrassen (MARCHAL, EL. et EM., Aposporie et sexualité chez les mousses II, III. Bull. Acad. roy. Belgique 1909, 1249; 1911, 750; Rech. cytol. sur le genre *Amblystegium*. Bull. soc. roy. bot. Belgique 1912, **51**, 189), auf die später noch mit einigen Worten hinzuweisen sein wird. Vom Ergrünen der Pollenschläuche war oben schon die Rede (S. 239). Über das „Vegetativwerden“ der Pollenkörner nach Chloroformierung vgl. NĚMEC, Das Problem der Befruchtungsvorgänge usw. 1910, 211.

2) Zahlreiche Literaturnachweise für die hier gestreifte Frage z. B. bei HEIDER, Ist die Keimblattlehre erschüttert? (Zool. Zentralbl. 1897, **4**, 725); FISCHEL, Die Bedeutung der entwicklungsmechanischen Forschung für die Embryologie und Pathologie des Menschen (ROUXS Vortr. und Aufs. über Entwicklungsmechanik 1912, Nr. 16); NUSBAUM, Die entwicklungsmechanisch-metaplastischen Potenzen der tierischen Gewebe (ibid. 1912, Nr. 17).

Nach dem Gesagten kann es wohl nicht mehr wundernehmen, daß auch diejenigen Zellen- und Gewebeformen, welche die systematische Anatomie der Pflanzen als charakteristisch für bestimmte Gattungen oder Familien kennen gelehrt hat, unter abnormen Entwicklungsbedingungen in den Organen derjenigen Gewächse, bei welchen wir sie normalerweise antreffen, ausbleiben und bei solchen erscheinen, die sie sonst nicht aufweisen: markständige Gefäßbündel erscheinen unter dem Einfluß pathogener Beeinflussungen bei Pflanzen, die sie normalerweise nicht besitzen; halbseits verdickte Steinzellen, wie sie für Laurazeen charakteristisch sind, erscheinen in großer Mannigfaltigkeit in den Zynipidengallen von *Quercus*[1]), deren normale Organe derartige Zellenformen nicht enthalten[2]); Vöchting fand in den Geschwülsten dekapitierter, am Blühen verhinderter Kohlrabipflanzen kollaterale neben konzentrischen Bündeln[3]); von abnorm gebauten Bündeln in Zynipidengallen (Beyerinck) war schon oben die Rede (S. 195).

1) Küster, Bemerkungen über die Anatomie der Eichen (Bot. Zentralbl. 1900, **83**, 177); Weidel, a. a. O. 1911.

2) Rückschlüsse auf die natürliche Verwandtschaft der Pflanzen werden aus derartigen unter abnormen Umständen auftretenden Übereinstimmungen nur mit größter Vorsicht gezogen werden dürfen. Wir kommen im nächsten Abschnitt auf ähnliche Fragen nochmals zurück.

3) Vöchting, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers 1908, 234.

2. Entwicklungsmechanik der pathologischen Gewebe.

Die Mannigfaltigkeit der Formen, mit welchem das Studium der Pflanzenpathologie bekannt macht, ist außerordentlich groß. Bei Vertretern derselben Spezies sehen wir die Blätter, die bei normaler Entwicklung zu umfänglichen, dünnen Gewebeplatten sich ausbilden, unter abnormen Verhältnissen bald in Form schmaler unscheinbarer Schüppchen auftreten, bald zu fleischigen Gewebepolstern anschwellen; statt einer großen Lamina und eines kurzen Stiels sehen wir eine winzige Spreite auf unmäßig verlängertem Stiel erscheinen, oder das Blatt bedeckt sich mit Anschwellungen der verschiedensten Art, oder es verwandelt sich in einen einzigen, riesigen Klumpen, den wir nur auf seine Stellung am Pflanzenkörper hin noch als „Blatt" bezeichnen können u. dgl. m. Hand in Hand mit den makroskopisch wahrnehmbaren Unterschieden gehen Abweichungen in der anatomischen Struktur. Während normal entfaltete Blätter ein und derselben Spezies auf Quer- und Flächenschnitten immer dieselben Strukturverhältnisse erkennen lassen, zeigen die abnormen Exemplare die mannigfaltigsten Unterschiede untereinander — je nach der Art der Erkrankung. Besonders bei den Hyperplasien, die wir unter der Einwirkung fremder Organismen an Blättern und anderen Organen der Pflanzen entstehen sahen, ist das Repertorium der Strukturen unabsehbar reichhaltig. Wir staunen darüber, was für bunte, mannigfaltige Fähigkeiten zum Gestalten den Zellen zukommen, aus welchen die Blätter usw. bestehen: die Betrachtung ausschließlich normaler Formen und Strukturen ließ eine solche Mannigfaltigkeit nicht voraussehen. Wir erkennen, daß für den Entwicklungsgang der Organanlagen wie der einzelnen Zellen gleichsam viele Wege offen stehen, und es drängt sich die Frage auf, was für Faktoren darüber entscheiden, welche von den zahlreichen Möglichkeiten schließlich realisiert wird. Wir werden uns fragen müssen, *warum* z. B. die Zellen, welche das Primordialblatt zusammensetzen, auf dem Wege der Teilung nicht diejenigen Derivate lieferten, die wir als normale Bausteine im „gesunden" Blatte beieinander zu finden gewohnt sind — oder *warum* in anderen Fällen neben den normalen Zellen noch andere entstehen, die irgendwelche abnormen Charaktere erkennen lassen. —

Wie jegliches Geschehen, können wir uns auch die an Organismen wahrgenommenen Gestaltungsvorgänge nicht anders als kausal bedingt vorstellen — das gilt für die mannigfaltig wechselnden pathologischen Gestaltungsprozesse nicht minder als für die normalen, die bei der nämlichen Pflanzenspezies an entsprechenden Organen immer wieder zu den bekannten Strukturen führen. Jeder Gestaltungsvorgang ist bedingt durch

die spezifische Qualität des Plasmas und durch die Summe aller auf die Zellen wirkenden Faktoren. Jeder Einzelprozeß erfolgt naturnotwendig und ist der einzige mögliche unter den gerade herrschenden Bedingungen. Die unübersehbare Mannigfaltigkeit unter den abnormen Bildungen kann uns daran nicht irre machen: auch der Lokomotive ist bei ihrer Fahrt über ein reich verzweigtes Schienennetz immer nur ein Weg möglich, der durch die Summe aller wirksamen Faktoren — in diesem Fall durch die Stellung der Weichen — bestimmt wird.

Wenn wir beim Vergleich der normalen und abnormen Gewebeformen von „Hemmungsbildungen“ sprechen, von einer „Tendenz“ zu Differenzierungen, die über den normalen Grad und Modus der Gewebedifferenzierung „hinausgehen“ u. s. f., so sind das alles Ausdrücke, die selbstverständlich nur bildlich gemeint und ihrer Anschaulichkeit wegen gewählt werden. In dem festen Kausalgefüge, das der Entwicklungsgang eines Organismus darstellt, bleibt für besondere „Tendenzen“ der Zellen und Gewebe zu bestimmter Entwicklungsweise kein Raum; wo aber keine Tendenz vorliegt, können wir auch von einer „Hemmung“ nur bildlich sprechen. Für den Organismus, der nicht einen besonderen („normalen“) Entwicklungsmodus „anstrebt“, sondern als willenloser Naturkörper sich so gestaltet, wie es die Summe äußerer und innerer Faktoren unerläßlich macht, gibt es kein „Normal“ und „Abnorm“, keine „Tendenz“ und keine „Hemmung“. Wohl aber ist für uns die Einführung dieser und ähnlicher Termini eine Notwendigkeit oder zum mindesten eine wesentliche Erleichterung, da wir nicht anders Klarheit gewinnen und Verständigung erzielen können, als durch den Vergleich der mannigfaltigen Formen und Vorgänge untereinander und durch Aufstellung einer Norm, auf die wir alles beziehen können.

Vergleichend-histogenetische Betrachtungen führten uns am Schluß des vorangehenden Kapitels zu dem Ergebnis, daß aus allen Gewebe- und Zellenformen einer Pflanze alle anderen hervorgehen können, mit anderen Worten, daß in jeder Zelle die Fähigkeit schlummert, alles das zu leisten und zu liefern, was der betreffenden Pflanzenspezies eigentümlich ist. Eine Spezifität der Zellen fehlt also: ob eine Zelle dieses oder jenes Entwicklungsschicksal erfahren soll, wird entschieden von den Bedingungen, welche auf die Zelle einwirken. Es ist die Aufgabe der entwicklungsmechanischen Anatomie der Pflanzen, die auf die Gestaltung der pflanzlichen Zellen und Gewebe wirkenden Faktoren und ihre Wirkungsweisen zu ermitteln[1]). Ihr wichtigstes Forschungsmittel ist das Experiment, durch das es gelingt, die auf die Entwicklung der Zellen und Gewebe wirkenden Faktoren planmäßig zu variieren und Gestaltungsvorgänge hervorzurufen, die von den in der Natur gefundenen mehr oder minder auffällig sich unterscheiden. Die Bedeutung der pathologischen Pflanzenanatomie als des eigentlichen Schlüssels zur entwicklungsmechanischen Erforschung der Pflanzengewebe leuchtet ohne weiteres ein. —

1) Vgl. Roux, Einleitung zum Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen 1894, **1**, 1; Programm und Forschungsmethoden der Entwicklungsmechanik der Organismen (Leipzig 1897, auch Arch. f. Entw.-Mech., **5**). Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft, Leipzig 1905; Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl. 1896, 2; Küster, Aufgaben und Ergebnisse der entw.-mechanischen Pflanzenanatomie (Progr. rei bot. 1908, **2**, 455).

a) Reaktionsvermögen der Zellen.

An beliebigen Schnittpräparaten pathologischer Pflanzengewebe kann man sich leicht davon überzeugen, daß Zellen, auf welche die Außenwelt mit gleichen Reizen wirkt, und die unter gleichen äußeren Bedingungen auf jene Reize reagieren, ganz verschiedene Entwicklungsschicksale erfahren können: die Zellen, welche an einer Wundfläche nebeneinander liegen, wachsen teils zu mächtig proliferierenden Geweben heran, teils erfahren sie nur geringe Größenzunahme, teils bleiben sie — was ihre Größe und Form betrifft — durchaus unverändert. Der Grund für das unterschiedliche Verhalten der Zellen kann darin liegen, daß die in dem betrachteten Organ verwirklichten inneren Bedingungen die verschiedenen Zellen verschieden beeinflussen, oder daß die Zellen selbst durch verschiedene Reaktionsfähigkeit sich voneinander unterscheiden.

Wirkungen der ersten Art bedingen es, daß Grundgewebszellen, die in der Nähe von Leitbündeln liegen, sich anders verhalten und z. B. durch Reize verschiedener Art zu lebhafterer Teilungstätigkeit angeregt werden können als die in größerem Abstand von den Bündeln liegenden Zellen, oder daß solche, welche an eine im Gewebe enthaltene Lücke grenzen, anders reagieren als die von Nachbarzellen allseits umschlossenen Elemente.

Auch wenn korrelative Beeinflussungen ausgeschlossen sind, und die Zellen gleichsam ganz auf sich selbst gestellt sind, sehen wir sie auf gleiche Reize verschieden reagieren. Wir konstatieren, daß die histologische Qualität der Zellen — ihre Ausstattung mit Zytoplasma oder mit Chromatophoren, die Beschaffenheit ihrer Wand usw. — entscheidenden Einfluß auf den Ausfall der an ihnen eintretenden Wachstums-, Gestaltungs- und Differenzierungsvorgänge hat, andererseits das Alter der Zelle ihre Reaktionsweisen weitgehend beeinflußt.

Alle Unterschiede, die die Zellen hinsichtlich ihres Reaktionsvermögens besitzen, sind offenbar darauf zurückzuführen, daß die für diese bestimmenden Qualitäten von Anfang an ungleich auf die bei den Teilungen entstehenden Tochterzellen verteilt werden, — oder daß das Reaktionsvermögen der Zellen sich im Laufe ihrer Entwicklung unter dem Einflusse irgendwelcher die Zellen beeinflussenden Agentien ändert.

Inäquale Zellteilungen. — Teilungen, welche Tochterzellen ungleicher Qualität entstehen lassen, gehen an jeder Scheitelzelle vor sich, in jedem Pollenkorn und in zahllosen anderen Fällen. Dabei handelt es sich keineswegs immer um Teilungen, deren Produkte bei mikroskopischer Untersuchung an sichtbaren Qualitäten bereits als ungleichartig erkannt werden können; vielmehr ist zu beachten, daß die Differenzen auch unsichtbar sein und in stofflichen Qualifikationen beruhen und oft erst, d. h. aus dem Verhalten der Zellen im Verlauf der weiteren Ontogenese, erschlossen werden können.

Inäquale Teilungen, die wegen der Wahrnehmbarkeit der die Tochterzellen unterscheidenden Merkmale den Anatomen interessieren, spielen in der pathologischen Pflanzenanatomie eine große Rolle: wir haben bereits gehört (s. o. S. 267), daß die Tochterzellen abnormerweise ungleich groß sein können, daß die Verteilung der Inhaltskörper anders ausfallen kann als unter normalen Umständen u. ähnl. m. Aufgabe der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie wird es sein, zu erforschen, unter welchen Umständen inäquale Teilungen entstehen, welchen Einfluß

äußere und innere Bedingungen auf die Qualität der die Tochterzellen auszeichnenden Unterschiede haben, und welche Bedeutung die auf die eine oder andere Weise entstandenen Unterschiede auf die Reaktionsfähigkeit und hiermit auf das weitere — normale oder abnorme — Entwicklungsschicksal der Zellen haben.

Die Frage, ob alle inäqualen Teilungen, auch diejenigen, deren Produkte sich nur quantitativ voneinander unterscheiden, Geschwisterzellen liefern, die auch hinsichtlich ihrer Entwicklungs- und Gestaltungsmöglichkeiten sich irgendwie unterscheiden, mag offen bleiben. Wir werden uns bei unseren theoretischen Betrachtungen lediglich mit denjenigen inäqualen Teilungen zu beschäftigen haben, bei welchen ein Unterschied der soeben erwähnten Art zwischen den beiden Tochterzellen besteht.

Wie die ungleiche Veranlagung der Tochterzellen in den Qualitäten der beiden Protoplasten dann begründet sein mag, wenn das Mikroskop keine Unterschiede wahrzunehmen gestattet, bleibt zunächst eine unbeantwortbare Frage. Die Möglichkeit, daß der inäqualen Teilung auch in diesen Fällen eine ungleiche Verteilung distinkter Körperchen vorausgehe, ist durchaus diskutabel — ich erinnere an die Entmischung, die Janse im Zytoplasma verwundeter *Caulerpa*-Zellen eintreten und das „Meristemplasma" von dem chloroplastenführenden Plasma scheiden sah[1]); aber neben ihr kommen noch viele andere Möglichkeiten mit gleichem Rechte in Betracht.

Welche Faktoren lassen inäquale Zellenteilungen der einen oder der anderen Art zustande kommen?

Die Teilung der Pollenkörner, bei der die Trennung der generativen Zelle von der vegetativen erfolgt, mag als Beispiel für inäquale Teilungen, für die ausschließlich innere, d. h. die in der Zelle selbst verwirklichten Bedingungen maßgebend sind, genannt sein. Wie wir uns die der inäqualen Teilung vorausgehende „Entmischung" der den Zellen eigenen Qualitäten vorstellen sollen, bleibt völlig unklar.

In anderen Fällen beeinflussen Kräfte, die außerhalb der Zelle liegen, den Teilungsvorgang in der Weise, daß ungleiche Tochterzellen entstehen. Sind es Nachbarzellen oder überhaupt Teile des nämlichen Organismus, welche die sich teilende Zelle in der angeführten Weise beeinflussen, so sprechen wir von korrelativen Wirkungen.

Vermutlich spielen einseitig angreifende Reize bei der Vorbereitung inäqualer Teilungen eine große Rolle; doch ist recht wohl vorstellbar, daß auch diffus wirkende Agentien intrazellulare Veränderungen herbeiführen, die ihrerseits inäquale Teilung veranlassen.

Wenn soeben — bildlich gesprochen — von einer Entmischung der Eigenschaften die Rede war, die den inäqualen Zellenteilungen vorausgeht oder sie begleitet — auch dann, wenn die unter dem Mikroskop erkennbaren Teile des Zelleninhalts auf beide Zellenhälften sich gleichmäßig verteilt zeigen — so sollte damit vornehmlich der ungleichen Art Ausdruck gegeben werden, in der wir die bei inäqualen Teilungen entstandenen Tochterzellen auf gleiche Reize reagieren sehen. Alles, was wir über die Histogenese und die Entwicklungsmechanik der pflanzlichen Zellen und Gewebe wissen, berechtigt uns aber zu der Annahme,

1) Janse, Polarität und Organbildung bei *Caulerpa prolifera* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, **42**, 394).

daß auch die Produkte inäqualer Teilungen alle möglichen Metamorphosen an sich und ihren durch Teilung entstandenen Abkömmlingen aufweisen können, und daß ihre Verschiedenartigkeit nur darin besteht, daß es verschiedener Reize — verschiedener Reizstärke oder verschiedener Reizqualität — bedarf, um sie zu quantitativ und qualitativ gleichartigen Reaktionen zu veranlassen. Die Gesamtheit aller Potenzen aber liegt auch in den nach inäqualen Teilungen entstandenen Zellen.

Die soeben geäußerten Sätze enthalten in der hier gewählten allgemeinen Fassung nicht das Resultat einer extensiven experimentellen Bearbeitung der einschlägigen entwicklungsmechanischen Fragen, sondern eine Hypothese — eine Arbeitshypothese, die zur Prüfung der verschiedensten normalen und abnormen vegetabilischen Zellen auf ihr Gestaltungs- und Differenzierungsvermögen anregen soll. Vor allem die Zellenteilungen, bei welchen diejenigen Zellenorgane, die wir für die wichtigsten Bestandteile des Protoplasten zu halten alles Recht haben, sich ungleich auf die Tochterzellen verteilen, werden dieser Prüfung zu unterwerfen sein. Nachdem die Untersuchungen von Klebs, Gerassimoff, Wisselingh[1]) u. a. gezeigt haben, daß selbst kernlose Zellen lebensfähig, zur Bildung von Stärke und Zellulose befähigt sind, liegt kein Grund vor, an der Möglichkeit zu zweifeln, sie auch zu ergiebigem Wachstum, zu Querwandbildung und verschiedenartigen Gestaltungsprozessen zu bringen, d. h. durch richtige kombinierte Bedingungen diejenigen Agentien und Wirkungen zu ersetzen, die unter normalen Umständen der Zellkern selbst in der Zelle zustande kommen läßt. Selbst so unvollkommen ausgestattete Zellen, wie es die experimentell erzeugten kern- oder chromatophorenfreien sind, werden vielleicht — unter die richtigen Bedingungen gebracht — noch alle der betreffenden Spezies zukommenden Potenzen betätigen können. —

Selbst eine inäquale Zellenteilung reicht bereits aus, um in einem Pflanzenorgan deutlich erkennbare Differenzen im Gewebeaufbau seiner Teile zu veranlassen, vorausgesetzt, daß beide Geschwisterzellen ihrerseits mehr oder minder zahlreiche äquale Teilungen erfahren, und aus ihnen Zellengruppen hervorgehen, die sich hinsichtlich ihrer Entwicklungs- und Gestaltungsfähigkeit und -tätigkeit in derselben Weise unterscheiden wie die Produkte jener kritischen Teilung, die wir als inäqual bezeichneten. Inäquale Teilungen setzen wir beim Entstehen der sektorialen Panaschierung, ebenso der marginaten, marmorierten und pulverulenten voraus: die Summe der Abkömmlinge einer abweichend veranlagten Zelle liefert um so ansehnlichere Gewebemassen, je früher vor dem Termin der endgültigen Fertigstellung des betreffenden Organes die inäquale Teilung erfolgt ist. Auf die Wirkung inäqualer Teilungen ist ferner die Farbenverteilung auf den Blättern rot-marmorierter Exemplare von *Coleus hybridus* zurückzuführen, deren anthocyanreiche Epidermisfelder sich oft gradlinig und ebenso scharf begrenzt zeigen wie die blassen und grünen Areale der erwähnten Panaschierungen (vgl. z. B. Fig. 4). Inäquale Zellenteilungen sind schließlich bei allen sektorialen Differenzen, die wir an irgendeinem Pflanzenorgan wahrnehmen[2]), und bei vielen

1) Literatur oben S. 132 und 268.

2) Über sektoriale Variationen an vegetativen Sprossen, Blüten und Früchten und sektoriale vegetative Bastardaufspaltungen vgl. man z. B. de Vries, Mutationstheorie 1901, **1**, 496, 512, 513, 549; 1903, **2**, 675; über sektoriale Panaschierungen und ihre Beeinflussung durch äußere Bedingungen a. a. O., **1**, 606 ff. Aus der neueren

anderen normalen und abnormen Differenzierungsvorgängen vorauszusetzen[1]).

* * *

Wir haben bisher die Zellen eines Organs oder einer Organanlage miteinander verglichen; weiterhin werden die Teile einer Zelle auf ihre Entwicklungs- und Gestaltungsveranlagung einer vergleichenden Prüfung zu unterziehen sein.

Polarität der Zelle. — Jede Teilung, welche in dem hier erörterten Sinne als inäqual bezeichnet werden darf, setzt Differenzierungen in der sich teilenden Zelle voraus, durch welche diese — wenigstens unmittelbar vor der Teilung — an entgegengesetzten Enden, d. h. diesseits und jenseits der Äquatorialplatte der Teilungsfigur verschiedene Eigenschaften bekommt. Zellen dieser Art nennen wir polarisiert.

Morphologisch polarisiert darf jede Zelle, überhaupt jedes Gebilde genannt werden, das an gegenüberliegenden Teilen formale Verschiedenheit aufweist. Wichtig für die Fragen der entwicklungsmechanischen Anatomie ist vor allem die Erscheinung der physiologischen Polarisierung der Zellen, d. h. die Eigenschaft, durch welche sie befähigt werden, an den einander gegenüberliegenden Teilen oder an ihren beiden Polen benachbarte Elemente in verschiedenem Sinne zu beeinflussen und selber an ihren Polen auf gleiche Reize ungleich zu reagieren; diese Fähigkeit wird auch an Zellen zu erwarten sein, die in ihrer Morphe nichts von Polarität dem unbewaffneten oder bewaffneten Auge zu erkennen geben.

Polarisiert in diesem Sinne sind keineswegs nur Zellen, die zu einer inäqualen Teilung sich anschicken, sondern auch solche, die bei der nächsten Teilung äquale Tochterzellen liefern werden oder überhaupt keine Teilung mehr vor sich haben.

Polarität wird vorgetäuscht dadurch, daß die einander gegenüberliegenden Teile einer Zelle ungleich reagieren, nachdem sie von ungleichartigen Reizen getroffen worden sind.

Eine Methode, die physiologische Polarität der Zellen anschaulich zu demonstrieren, hat MIEHE gefunden[2]): er plasmolysierte die Zellen einer

---

Literatur vgl. z. B. HESSELMAN, Über sektorial geteilte Sprosse bei *Fagus silvatica l. asplenifolia* usw. (Sv. bot. tidskr. 1911, **5**, 174). VUILLEMIN, P., La pélorie et les anomalies connexes d'origine gamogemmique (Ann. sc. nat. bot. 1912, sér. 9, **16**, 187); CAVARA, Chimere settoriali negli agrumi (Bull. soc. bot. ital. 1912, 11); MURBECK, Über die Baumechanik bei Änderungen im Zahlenverhältnis der Blüte (Lunds Univ. Årsskr. 1914, N. F. II, **9**, Nr. 3) usw; auch WITTMACK in Ber. d. D. bot. Ges. 1914, **31** [38].

1) Zoologischerseits hat BOVERI neuerdings auf die Bedeutung inäqualer Zellteilungen für das Zustandekommen abnormer Gewebe hingewiesen und sie mit der Entstehung maligner Neubildungen vermutungsweise in Zusammenhang gebracht (Zur Frage der Entstehung maligner Tumoren. Jena 1914). BOVERI nimmt an, daß die maßgebenden Unterschiede der inäqualen Geschwisterzellen im Chromatinbesitz der Zellen begründet sind. Von dem Einfluß des Chromatingehaltes auf die Größe und Qualität der Pflanzenzellen wird später zu sprechen sein. — Über die den malignen Tumoren in gewissem Sinne vergleichbaren Kropfwucherungen der *Beta*-Wurzeln sind wir noch sehr unvollkommen unterrichtet; die Masse der das normale Gewebe durchwuchernden abnorm veranlagten Zellen stellt möglicherweise die Nachkommenschaft einer durch inäquale Teilung entstandenen abnorm veranlagten Zelle dar (vgl. oben Fig. 161—163).

2) MIEHE, Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen (Ber. d. D. bot. Ges. 1905, **23**, 257).

marinen *Cladophora*-Spezies und fand, daß nach Zerstörung der die Zellen verbindenden plasmatischen Kontinuität und nach Verbringung des Materials in Lösungen von geeigneter Konzentration die Zellen zu langen Fäden auswachsen — und zwar stets derart, daß stets nur die basalen Pole der Zellen rhizoidartige Gebilde liefern (Fig. 190). Die Polarität gibt sich darin kund, daß apikaler und basaler Pol auf gleiche äußere Reize ungleich reagieren. Die Potenzen, die hier und in ähnlichen Fällen beiden Hälften der Protoplasten — namentlich auch den Anteilen der von den Bewegungen des Zytoplasmas ausgeschlossenen Hautschicht — zukommen, sind zweifellos die gleichen, d. h. beide Pole sind imstande, das zu liefern, was wir bei Miehes Versuch nur an einem der beiden entstehen sahen, und es ist nur eine Frage der auf die Zelle wirkenden Bedingungen, ob und wie sich die beiden Pole mit Wachstum betätigen. Polarität spricht sich also — um es mit anderen Worten zu wiederholen — nicht darin aus, daß die Entwicklungsmöglichkeiten, die den verschiedenen Teilen einer Zelle zukommen, ungleiche sind,



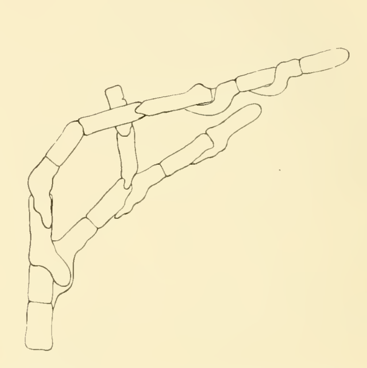


Fig. 190.
Polarität der Zellen. Plasmolysierte Zellen von *Cladophora* wachsen nur an den basalen Polen zu rhizoidartigen Fäden aus; verschiedene Stadien der Entwicklung. Nach Miehe.

sondern darin, daß unter gleichen Umständen die Pole einer Zelle auf gleiche Reize ungleich reagieren.

Ebenso liegen die Verhältnisse offenbar auch bei den höheren Pflanzen. Fig. 191 zeigt den Querschnitt durch einen sehr lockeren Trichomrasen, den *Eriophyes tiliae* auf einem Lindenblatt erzeugt hat: alle Epidermiszellen sind zu zylindrischen Schläuchen ausgewachsen — es handelt sich um relativ langgestreckte Zellen aus dem über einem schwachen Gefäßbündel liegenden Epidermisstreifen — und haben dabei stets an gleichen Polen die Haare entstehen lassen.

Polarität nimmt Vöchting namentlich auf Grund seiner Beobachtungen über Regeneration und seiner Transplantationsversuche für die Zellen der höheren Pflanzen an[1]) (s. o. S. 287). Diesen kommt nach ihm nicht nur

1) Vöchting, Über Transplantation am Pflanzenkörper 1892, 151 ff.; Untersuchungen zur experimentellen Anat. und Pathol. des Pflanzenkörpers 1908, 133 ff.

eine Sproßwurzelpolarität zu, die in verschiedener Qualifikation des oberen und unteren Teiles der Zellen sich kundtut, sondern unter Umständen noch eine Markrindenpolarität, welche die nach außen und nach innen gerichteten Teile der Zelle verschieden veranlagt macht. Ob die Bedeutung, die man der Polarität der Zellen für das Zustandekommen abnormer Gewebebildungen beigemessen hat, ihr wirklich zukommt, wird später noch zu erörtern sein.

Durch was für chemische oder physikalische Differenzen die verschiedenartige Qualifikation der beiden Zellenpole bedingt sein mag, ist völlig unklar[1]). Es liegt nahe, die ungleichmäßige Verteilung der in den Zellen sichtbaren Inhaltsbestandteile dafür verantwortlich zu machen.

Haberlandt hat die Lehre verfochten, daß der Zellkern durch seine Lage in der Zelle lokalisierend auf Prozesse der Membranverdickung und des Zellenwachstums wirke: lokale Wandverdickungen bilden sich dort,

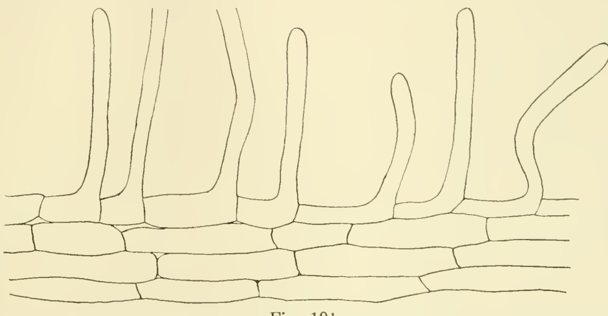


Fig. 191.

Polarität der Zellen. Epidermiszellen von *Tilia platyphylla* nach Infektion durch *Eriophyes tiliae*.

wo der Zellkern liegt; Haarbildung und andere Erscheinungen lokalen Membranflächenwachstums stehen nach Haberlandt ebenfalls in unmittelbarer kausaler, örtlicher Beziehung zum Zellenkern[2]). Gegen diese Lehre läßt sich viel einwenden[3]): sicher ist, daß sie in der von Haberlandt gegegebenen allgemeinen Fassung nicht zutreffend ist, und daß in sehr vielen Fällen der Zellenkern auch dann mit den Vorgängen lokaler Membranproduktion keine unmittelbaren, durch seine Lage bedingten Beziehungen unterhält, wenn er regelmäßig in der Nähe derjenigen Stellen gefunden wird,

---

1) Auch Lundegårdhs Hypothese (Experimentelle Untersuchungen über die Wurzelbildung an oberirdischen Stammteilen von *Coleus hybridus*. Arch. f. Entwicklungsmechanik 1913, **37**, 509) hilft nicht weiter.

2) Haberlandt, Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen 1887.

3) Küster, Über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellenwachstum und Membranbildung (Flora 1907, **97**, 1); vgl. auch Němec, Problem der Befruchtungsvorgänge 1910, 140. — Auf der Haberlandtschen Lehre fußend hat Gerassimoff versucht, das abnorme Wachstum, das *Spirogyra*-Zellen nach Einwirkung anästhetischer Mittel tonnenförmig anschwellen läßt, und das in der Mitte der Zelle am stärksten sich betätigt, auf die Wirkung des zentral gelegenen Zellkernes zurückzuführen (s. o. S. 254). Diese Deutung hat nichts für sich.

an welchen die Membranbildung vor sich geht. Andererseits ist zuzugeben, daß durch die Lagerung distinkter Teile das differente Verhalten verschiedener Abschnitte der Zelle sehr wohl verständlich werden könnten, und auch viele Erscheinungen der Polarität letzten Endes auf sie zurückführbar sein dürften[1]).

* * *

Reaktionsvermögen der Zellen verschiedener Gewebe. — Daß die Zellen der Epidermis, des Grundgewebes, der Leitbündel usw. auf gleichartige Reize quantitativ und qualitativ verschieden reagieren, ist bei Besprechung der Intumeszenzen, des Kallusgewebes, des Wundkorks und der Gallen und bei anderen Gelegenheiten im speziellen und allgemeinen Teile hervorzuheben gewesen. Die Unterschiede sind quantitativer Natur, indem Zellen einer Art stärker wachsen oder sich lebhafter teilen als die einer anderen, — und qualitativer Natur, indem nur bestimmte Zellen durch irgendwelche Reize zum Wachstum angeregt werden, und andere unter dem Einfluß derselben Reize untätig bleiben, oder indem die Gestaltungs- und Differenzierungstätigkeit verschiedener Zellen in verschiedenen Bahnen sich bewegen. Sehr aufschlußreich für die entwicklungsmechanische Betrachtung sind die Gallen: von den Erineumgallen der Linde u. a. war bereits die Rede; Fig. 116 zeigt, daß Epidermis -und Grundgewebszellen auf die von den Gallentieren ausgehenden Reize verschiedenartig reagieren. Weiterhin sind diejenigen Gallen von Interesse, die an verschiedenartigen Stellen des Pflanzenkörpers entstehen und die ungleiche Reaktionsfähigkeit verschiedener Gewebe auf den Gallenreiz erkennbar werden lassen; „verirrte“ Gallen, d. h. solche, die ausnahmsweise einmal an anderen Stellen gefunden werden als gewöhnlich[2]), verdienen daher besonders die Beachtung des kausal arbeitenden Forschers. Wie weit die Unterschiede in den Gestaltungsvorgängen gehen können, zeigt Fig. 105*c*, *d*; die Gestalt der von *Eriophyes similis* erzeugten Gallen ist bei *Prunus domestica* ganz verschieden je nach dem Infektionsort: siedeln sich die Parasiten auf der Oberseite an, so entstehen Beutelgallen mit kräftig entwickeltem Mündungswall und relativ dünner Wand; sitzen sie auf der Unterseite, so kommt es zur Bildung apothezienartiger Schüsseln von beträchtlicher Dicke.

Die verschiedenen Organe einer Pflanze sind sich hinsichtlich ihrer Fähigkeit zur Produktion abnormer Gewebe sehr viel ähnlicher als die verschiedenen Gewebe des nämlichen Organs: Wundgewebe und Gallen belehren uns hierüber übereinstimmend.

* * *

Wandlungen im Reaktionsvermögen der Zelle. — Über das Reaktionsvermögen einer Zelle entscheiden nicht nur der Vorgang der Zellenteilung, bei dem sie als Individualität entsteht, und die Mitgift von Qualitäten, die ihr bei diesem Prozeß zufällt, sondern auch ihr weiteres Leben und Schicksal.

---

1) Über die Bedeutung des Zentrifugenversuches für die Beurteilung der hier angedeuteten Fragen vgl. das oben S. 267, 268 Gesagte.

2) Vgl. Küster, Gallen der Pflanzen 1911, 315.

Wir haben bei unseren histogenetischen Betrachtungen wiederholt hervorgehoben, daß alte und junge Organe, Gewebe und Zellen vielen Reizen gegenüber sich verschieden verhalten, und daß die jüngeren Anteile die plastischeren zu sein pflegen, d. h. mit lebhafteren, ergiebigeren und mannigfaltigeren Wachstums-, Gestaltungs- und Differenzierungsprozessen reagieren; ich erinnere an die Regenerationsleistungen der Meristeme oder an den THOMASschen „Fundamentalsatz" der Zezidogenese. KREH[1]) fand, daß jugendliche Rhizoiden von Lebermoosen noch regenerationsfähig sind, d. h. unter geeigneten Umständen neue Zellen und Individuen aus sich hervorgehen lassen; alte Rhizoiden können es meist nicht mehr. Vielleicht sind diese und ähnliche negative Angaben der Korrektur bedürftig; vielleicht sind auch alle alten Rhizoiden, sofern sie nur überhaupt noch lebendigen Inhalt enthalten, durch geeignete Ernährung in einen Zustand zu bringen, in dem sie die für junge Rhizoiden bekannte Regenerationsfähigkeit wieder erkennen lassen. Wie dem auch sei, mit dem Altern der Zelle spielen sich Veränderungen in ihr ab — derart, daß zum mindesten auf diejenigen Reize, die die junge Zelle noch zu bestimmten Leistungen anregten, die alte nicht mehr in gleicher Weise zu reagieren vermag. Künftige Untersuchungen werden lehren, inwieweit diese Veränderungen der Zelle und ihres lebenden Inhalts reversibel sind, und ob und in welchen Fällen bestimmte Ernährungsbedingungen eine Verjüngung der Zelle herbeiführen, d. h. ihr diejenigen Eigenschaften wiedergeben können, die sie in ihrer Jugend hatte.

Die Rhizoiden sind Zellen, welche sich durch starkes Wachstum verausgaben und früher als andere Zellenformen eines „physiologischen" Todes sterben. Es ist sehr wahrscheinlich, daß das intensive Wachstum mit den Veränderungen im Reaktionsvermögen der Zelle ursächlich zusammenhängt, und daß nicht die Alterszunahme an sich es ist, welche die Reaktionsfähigkeit der Zelle so rapid sich ändern läßt. Deutlicher Niedergang in der Reaktionsfähigkeit ist aber auch für Zellen erwiesen, welchen das die Rhizoiden kennzeichnende starke Streckungswachstum abgeht. Höchst wahrscheinlich „altern" alle Zellen in gleicher oder ähnlicher Weise, — ein Prozeß, der aber im allgemeinen aufgehalten werden kann: die Entstehung von Folgemeristemen — normalen wie abnormen — lehrt uns, daß durch die im Pflanzenkörper selbst verwirklichten Bedingungen ebenso wie durch Anstöße, die von der Außenwelt kommen, alte Zellen wieder jugendlich und teilungsfähig werden und reaktionsfähige Abkömmlinge liefern können. Ebenso wie manche Degenerationserscheinungen sind also auch die Erscheinungen des Alterns für viele Fälle bereits als reversibel erkannt.

Die Geschwindigkeit, mit welcher der Vorgang des Alterns sich abspielt, wird — wie an den Rhizoiden zu erläutern war — offenbar durch starkes Streckungswachstum beträchtlich erhöht; unzweifelhaft werden auch Faktoren, die auf die Gestaltungstätigkeit der Zelle keinen Einfluß haben, in gleichem Sinne die Reaktionsfähigkeit der Zelle verändern können.

* * *

---

1) KREH, Die Regeneration der Lebermoose (Nova acta Leop.-Carol. Akad. 1909, **90**, Nr. 4).

b) Reizursachen und Reizreaktionen.

Jede Reaktion setzt Reaktionsfähigkeit voraus: diese ist, wie wir gesehen haben, bei Zellen verschiedener Gewebe verschieden, sie bleibt bei der nämlichen Zelle keineswegs dieselbe, sondern verändert sich schon ohne Zutun der Außenwelt beim Altern der Zelle. Jede Reaktion setzt ferner aber auch Umstände voraus, welche der Reaktionsfähigkeit der Zellen aktiv zu werden gestattet.

Roux unterscheidet zwischen Realisations- und Determinationsfaktoren: die Determinationsfaktoren sind diejenigen, welche die Determination eines Geschehens bewirken, — die Realisationsfaktoren führen zur faktischen Ausführung des Determinierten, indem sie — „Unterhaltungs- oder Betriebsfaktoren" — die nötige Energie den Organismen oder ihren Teilen zuführen und den Zellen die Reaktionsfähigkeit erhalten — oder als „Auslösungsfaktoren" das determinierte Geschehen auslösen[1]).

„Die Determinationsfaktoren sind für jedes Lebewesen einer anderen Spezies, Klasse usw. entsprechend anders an Eigenschaft oder in der Konfiguration. Die Realisationsfaktoren dagegen sind bei vielen verschiedenen Lebewesen bzw. deren Organen dieselben: z. B. Wärme, Sauerstoff und sonstige Nahrung (Licht bei Pflanzen)" (Roux).

Bei den Pflanzen liegen zwar hinsichtlich der Realisations- und Determinationsfaktoren die Dinge wesentlich anders als bei den Tieren. Gleichwohl ist die Scheidung zwischen diesen und jenen auch den pflanzlichen Objekten gegenüber notwendig und für die kausale Analyse ihrer Entwicklung fruchtbar.

Jedes Wachstum setzt Turgordruck voraus — der Turgordruck macht die Zellen erst fähig, auf Reize irgendwelcher Art mit Wachstumsreaktionen zu antworten. Ebenso ist Sauerstoff eine unentbehrliche Voraussetzung für die Wachstumsvorgänge. Diejenigen Realisationsfaktoren, die Roux als Betriebsfaktoren bezeichnet, weil sie die zu irgendwelchem Geschehen notwendige Energie liefern, sind bis zu einem gewissen Grade durcheinander ersetzbar. Die Sporen der Farne keimen, auf Nährlösung gestreut, meist sehr bald — vorausgesetzt, daß sie belichtet werden, d. h. sie reagieren auf den Reiz, den die Wasser- und Nährstoffaufnahme mit sich bringt, durch Wachstum — nachdem das Licht die Zellen reaktionsfähig gemacht hat. Wie sich gezeigt hat, läßt sich die Reaktionsfähigkeit der Zellen auch durch Erhöhung der Temperatur herbeiführen[2]). Das gleiche Lichtbedürfnis kommt den Sporen der Moose zu: bei ihnen kann die Reaktionsfähigkeit den Zellen auch durch Zuführung von Zucker gegeben werden[3]). Vermutlich ist hier und in vielen anderen Fällen beim Zustandekommen der Reaktionsfähigkeit Zufuhr von Energie die Hauptsache, auf die dann bei der Reizreaktion Energieverbrauch folgt. Dabei ist zu beachten, daß die von außen zugeführte Energie nicht in jeder Form für die Zellen verwertbar und nicht immer in potentielle Energie überführbar ist.

---

1) Vgl. Roux, Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881; Terminologie der Entwicklungsmechanik 1912.

2) Forest Heald, Gametophytic regeneration. Leipzig 1897.

3) Weitere Beispiele über den „vorbereitenden" Einfluß des Lichtes und anderer Faktoren bei Klebs, Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen 1896.

Zu trennen von der akzidentellen Reaktionsunfähigkeit, die in einem vorübergehenden Mangel an potentieller Energie ihre Erklärung findet, ist die spezifische Reaktionsunfähigkeit, die auch den mit potentieller Energie geladenen Zellen bestimmten Reizen gegenüber eigen bleibt. Während bestimmte Faktoren an Zellen bestimmter Art Reaktionen auslösen, bleiben sie bei Zellen anderer Art wirkungslos: die Zellen reagieren nicht auf Reize jener Art. Wie so vieles andere, werden wir auch spezifische Reaktionsfähigkeit und Reaktionsunfähigkeit uns nicht anders erklären können, als durch Annahme einer spezifischen Veranlagung der Zellen, die in den Strukturverhältnissen, den chemischen Eigentümlichkeiten, den Spannungs- und Bewegungserscheinungen des Plasmas, den Kohäsions- und Adhäsionswirkungen seiner kleinsten Teile begründet ist. —

Determinierende Faktoren sind diejenigen, welche die Art des Geschehens bestimmen. Liegen die Faktoren, welche die Differenzierung irgendeines Gebildes bestimmen, in ihm selbst, so sprechen wir mit Roux von Selbstdifferenzierung, kommen die maßgebenden Faktoren von der Außenwelt, so liegt abhängige Differenzierung vor[1]). Diese Unterscheidung ist für die auf kausale Erforschung der normalen oder abnormen Ontogenese gewandte Forschung von großer praktischer Bedeutung; einen prinzipiellen Unterschied darf man andererseits zwischen abhängiger und Selbstdifferenzierung nicht vermuten. Für jede Zelle ist jede ihrer Nachbarinnen, für jedes Organ des Organismus jeder andere Teil des letzteren „Außenwelt": wirken die Teile eines Organes aufeinander, indem sie ihre Differenzierung gegenseitig beeinflussen, so liegt für das Organ Selbstdifferenzierung, für jeden seiner Teile abhängige Differenzierung vor, — und dieselben Betrachtungen sind den Zellen und ihren Teilen gegenüber angebracht. Somit hat die Erforschung der Selbstdifferenzierungsvorgänge dieselben oder doch ähnliche Fragen zu beantworten wie die der abhängigen Differenzierung: wir werden auch dann, wenn die determinierenden Faktoren in einem Organ oder in einer Zelle liegen, zu ermitteln trachten, welcher Art die gestaltend wirkenden Einflüsse sind, die die Teile eines Organs oder einer Zelle aufeinander haben.

* * *

Wir wenden uns zur Erörterung der an den Zellen beobachteten Effekte. Kräfte der verschiedensten Art verändern die Zellen und Gewebe in der mannigfaltigsten Weise: mechanischer Druck und Zug wirken mannigfaltig modellierend, Wasserverlust durch Verdunstung verringert das Volumen der Zelle, erhöht die Konzentration der in ihr enthaltenen wässerigen Lösungen, verändert den osmotischen Druck usw. Neben Veränderungen und Wirkungsweisen dieser und ähnlicher Art kommen noch andere, ungleich wichtigere in Frage — Wirkungen, die nicht in einer Umwertung der zugeführten Energiemengen ohne weiteres eine ausreichende Erklärung finden. Während bei den obengenannten Energiewechselvorgängen bei Ursache und Wirkung gleiche Energiemengen im Spiele waren, charakterisiert andere Fälle gerade die Disproportionalität zwischen der beim Reiz zugeführten Energiemenge und der beim Effekt seitens der Zelle verausgabten, indem die von der Zelle verausgabte Energiemenge größer ist als die ihr zugeführte. Wirkungen der erstgenannten Art

1) Roux, a. a. O. 1881.

nennen wir Kraftwirkungen (Roux's Massenkorrelationen), — solche der zweiten Art heißen Reizwirkungen: Wirkungen beiderlei Art kann die zugeführte Energie auf den Organismus ausüben. Während der Krafteffekt von dem energetischen Zustand der Zellen unabhängig ist, vermag kein Reizeffekt zustande zu kommen, ohne eine hinreichende, disponible Menge potentieller Energie, die beim Reizvorgang seitens der Zelle in aktuelle umgesetzt werden kann. Jeder Reizeffekt ist somit in erster Linie abhängig von dem energetischen Zustand der Zelle und läßt sich insofern als eine Leistung der Zelle selbst betrachten.

Wenn auch der prinzipielle Unterschied zwischen Kraft- und Reizwirkungen ohne weiteres einleuchtet, wird sich in der Praxis bei Beurteilung der einzelnen Vorgänge nicht immer entscheiden lassen, mit welcher Klasse von Wirkungen wir es im einzelnen zu tun haben. Wenn beispielsweise eine Zelle unter dem Einfluß irgendwelcher Faktoren sich teilt, werden wir nicht ermitteln können, ob die zugeführte Energiemenge der beim genannten Vorgang verausgabten gleich ist oder nicht — Schwierigkeiten dieser Art begegnen uns auch bei Beurteilung fast aller übrigen Wachstums- und Gestaltungsvorgänge. Da es sich bei unseren Betrachtungen ausschließlich um Wachstums- und Gestaltungsprozesse handelt, wird es sich daher empfehlen, uns beim Gebrauch des Wortes „Reizwirkungen" von Erwägungen über Energie und Energieverbrauch unabhängig zu machen und mit Herbst[1]) in allen denjenigen Fällen, in welchen irgend eine Ursache „an einem lebenden Organismus eine Folgeerscheinung ins Leben ruft", „wegen des unerwarteten Charakters, welchen diese Folgeerscheinungen stets an sich tragen", von Reizwirkungen zu sprechen. Von Kraftwirkungen werden wir hiernach nur dann sprechen dürfen, wenn die am Organismus beobachteten Effekte uns energetisch verständlich sind, auf Proportionalität der Energiemengen schließen lassen und insofern nichts „Unerwartetes" mehr für uns haben. In fast allen Fällen, die uns beschäftigen werden, liegen Reizwirkungen vor: alle Wachstums- und Differenzierungsprozesse sind Reizreaktionen der lebendigen Organismen.

Diese Unterscheidung kann freilich nur provisorische Geltung für sich in Anspruch nehmen; denn es darf erwartet werden, daß manche derjenigen Reaktionen, die bei dem unvollkommenen Stand unserer Einsicht in die Entwicklungsmechanik der Gewebe zur Zeit noch „überraschenden" Charakter für uns haben, später physikalisch ebenso restlos verständlich sein werden, wie die vorhin als Kraftwirkungen bezeichneten Effekte; sie werden, wenn sich alsdann herausstellt, daß zugeführte und verausgabte Energie sich bei ihr gleich bleiben, aus der Reihe der Reizreaktionen ausscheiden.

* * *

Nach Erörterung einiger allgemeinen Begriffe wenden wir uns dem Arbeitsmaterial der pathologischen Pflanzenanatomie zu.

Beim Studium der abnormen Pflanzengewebe ist der experimentell arbeitende Forscher insofern in einer günstigen Lage, als es schon jetzt möglich ist, die meisten von ihnen künstlich und willkürlich zu erzeugen. Wir wollen uns aber nicht darüber täuschen, daß wir sehr wohl experimentell

1) Herbst, Über Bedeutung der Reizphysiologie II (Biol. Zentralbl. 1895, **15**, 721).

bestimmte Vorgänge veranlassen können, ohne Kenntnis von den eigentlich wirksamen Faktoren zu haben; ja selbst dann, wenn wir bestimmte Faktoren als beteiligt am Zustandekommen irgendwelcher Prozesse erkannt haben, ist es oft noch überaus schwierig, die spezifische Wirkung eines einzelnen dieser Faktoren zu ermitteln und von den Wirkungen anderer beteiligter Faktoren zu trennen.

Ein gutes Beispiel hierfür geben die Kallusgewebe ab: sie entstehen bekanntlich „nach Verwundung"; über die wirksamen Faktoren ist aber damit noch nicht das geringste ausgesagt. Offenbar werden bei der Verwundung bestimmte Zellen und Gewebe von dem Druck ihrer turgeszenten Nachbarschaft befreit; Zug- und Druckverhältnisse ändern sich also bei der Verwundung. Handelt es sich um Pflanzen und Pflanzenorgane, die nicht vom Wasser bedeckt sind, so wird nach Verwundung der bloßgelegte Teil der Pflanze zweifellos durch Transpiration mehr Wasser verlieren als vor der Verwundung, der osmotische Druck in den bloßgelegten Zellen und Geweben wird sich ändern, der diosmotische Stoffaustausch von Zelle zu Zelle wird beeinflußt werden. Weiterhin werden auf die Zellen am Wundrande die Plasmatrümmer und die Zersetzungsprodukte der zerstörten, abgestorbenen Nachbarelemente chemische Wirkungen und auch die Berührung mit dem fremden Medium — Luft, Wasser — wird neue chemische Einflüsse auf die bloßgelegten Zellen ausüben, während andererseits die chemischen Wirkungen, welche die zerstörten oder beseitigten lebenden Zellen ausübten, nach der Verwundung fortfallen. — Von den früheren Darlegungen her ist in Erinnerung, daß jeder der hier genannten Faktoren auf die Gewebebildung der Pflanzen von Einfluß sein kann; es scheint also sehr wohl möglich, daß sie auch bei der Bildung der Kallusgewebe von Bedeutung sind. Unsere jetzigen Methoden gestatten uns nicht immer, die Trennung der verschiedenen Faktoren im Experiment befriedigend durchzuführen. Zurzeit wissen wir nicht, welche Bedeutung den oben aufgezählten Faktoren bei der Bildung des Kallus zukommt, und ob vielleicht die wesentlichen noch ungenannt geblieben sind.

Zu weiteren analytischen Betrachtungen gibt ein Vergleich der genannten Gewebeformen mit den früher beschriebenen kataplasmatischen Gallen Veranlassung, die hinsichtlich der histologischen Zusammensetzung im wesentlichen, oft sogar in allen Einzelheiten mit den Wundgeweben (Kallus, Wundholz) übereinstimmen. Dabei sind die Eingriffe, die von den gallenerzeugenden Organismen ausgehen, und die Bedingungen, in die das Gewebe der Wirtspflanze durch jene Eingriffe gebracht wird, nicht ohne weiteres mit denjenigen gleichzusetzen, die bei gröblichen Verwundungen und Verstümmelungen des Pflanzenkörpers die Bildung von Wundgewebe zur Folge haben. Wenn beispielsweise ein Pilz ein Pflanzenorgan durchwuchert und es zur Bildung abnormer Wucherungen anregt, die in allen Stücken mit den nach Verwundung entstehenden übereinstimmen, so kann die Veranlassung zu ihrer Bildung schwerlich durch veränderte Transpirationsverhältnisse bedingt sein; von der chemischen Wirkung toten Plasmas kann ebenfalls in vielen Fällen keine Rede sein, und daß Veränderungen in den mechanischen Druckwirkungen stattfänden und zur Bildung abnormer Gewebe anregten, ist zumal bei denjenigen Gallen, die durch oberflächlich wohnende Parasiten erzeugt werden, gewiß nicht wahrscheinlich. Auch die Berührung innerer Gewebeschichten mit der atmosphärischen Luft kommt

bei Entstehung derartiger Zoo- und Phytozezidien als mitwirkender Faktor nicht in Betracht.

Es ergibt sich hiernach die Frage, ob Faktoren verschiedener Art zur Bildung gleichartiger Gewebe anregen können, oder ob vielleicht Verwundung und Infektion gleichermaßen bestimmte Faktoren zur Wirkung kommen lassen.

Zur näheren Erläuterung des Gesagten sei auf besonders einfache Gestaltungsprozesse verwiesen.

Ich erinnere an die Beobachtungen von Klebs, nach welchen es durch Eingriffe verschiedenster Art gelingt, *Vaucheria*-Schläuche zur Zoosporenbildung anzuregen. Weiterhin verweise ich auf die früher geschilderten Deformationen an Pilzhyphen u. dgl.: abnorme Wachstumsprozesse treten an ihnen ein, wenn die Konzentration des umgebenden Mediums wechselt, wenn Temperaturschwankungen zur Wirkung kommen, wenn irgend ein Parasit im Innern oder an der Oberfläche der Zelle einen Teil ihrer Nährstoffe entzieht usw. Wir können bei der Frage nach den wirksamen Faktoren auch dieses Mal entweder annehmen, daß äußere Umstände verschiedener Art ohne weiteres die gleichen Effekte seitens der Zellen auszulösen vermögen, und die Zelle auf ungleiche Reizursachen mit der gleichen Reaktion antworte, — oder daß jene äußeren Faktoren, die unserer Beobachtung und Messung direkt zugänglich sind, ungeachtet ihrer Verschiedenheit die gleichen Folgezustände herbeiführen, die ihrerseits erst als Reizursache in Betracht kommen und die von uns studierten Reaktionserscheinungen auslösen. Wollen wir die wirksamen Faktoren eruieren, so werden wir uns vergegenwärtigen müssen, daß zwischen dem im Experiment herbeigeführten Reiz und der an den Zellen beobachteten Reaktion zahlreiche Zwischenzustände vermitteln können; ein oder mehrere von diesen Zwischenzuständen können Reizreaktionen auf die vorhergehenden darstellen, andere von ihnen werden nicht als Reiz-, sondern als Kraftwirkungen der zugeführten Energie zu verstehen sein. Die Kenntnis dieser „Reizketten", deren Endglieder in unseren Fällen Wachstums- oder Gestaltungsprozesse darstellen, ist uns im einzelnen noch durchaus verschlossen; nur in wenigen Fällen sind wir vorläufig in der Lage, einige Glieder der hypothetischen Ketten zu nennen und ihren kausalen Zusammenhang wahrscheinlich zu machen. Die zahlreichen Arbeiten, deren Autoren Fragen der pathologischen Pflanzenanatomie experimentell in Angriff genommen haben, geben zwar vielfach Aufschluß darüber, wie die Pflanzen zur Produktion dieser oder jener Gewebeformen veranlaßt werden können; aber eine weitere Analyse der tätigen Faktoren und des Verlaufs ihrer Wirkungen ist nur ausnahmsweise — und nicht immer mit Glück — versucht worden. Was die beiden oben gewählten Beispiele betrifft — Zoosporenbildung bei *Vaucheria* und deformierendes Wachstum der Wurzelhaare usw. — so läßt sich mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß Änderungen im osmotischen Druck der Zelleninhalte stets den eigentlich wirksamen Faktor bedeuten.

Wenn wir beim Experiment gleiche Gewebebildungen nach Einwirkung ungleichartiger Faktoren zustande kommen sehen, werden wir nach dem Gesagten stets zu prüfen haben, ob uns vielleicht nur durch unsere geringe Kenntnis von den genannten „Reizketten" eine Ungleichheit der letzten Endes wirksamen Faktoren vorgetäuscht wird, und ob nicht bei

näherer Prüfung die gleichen Wirkungen und Reaktionen auf gleiche Ursachen zurückführbar werden.

Wenn Pflanzen, die im Dunkeln kultiviert werden, ähnliche Gewebshypoplasie erkennen lassen wie die unter Wasser oder bei Kohlensäureausschluß erwachsenen Exemplare, so werden wir in ihren Strukturanomalien nicht eine spezifische Wirkung des Lichtmangels, der Berührung mit dem Wasser usw. sehen dürfen, sondern die Ursache der Hypoplasie in dem allen jenen Kulturbedingungen Gemeinsamen, in der unzulänglichen Ernährung suchen, deren Folgen die nicht assimilierenden und schwach oder gar nicht transpirierenden Gewächse ausgesetzt sind. Wenn Temperaturschwankungen und Änderungen in der Konzentration des umgebenden Mediums die gleichen abnormen Wachstumsprozesse veranlassen, so werden wir in diesen nicht eine spezifische Wirkung der Temperatur oder der jeweils vorliegenden Lösungen finden, sondern an die Schwankungen des Turgors und des osmotischen Druckes denken müssen, die durch Temperatur- und Konzentrationswechsel bedingt werden, und in dem Wechsel des Turgors die Veranlassung zu den abnormen Wachstumsprozessen suchen. Wenn nach Verstümmelung von Pflanzenteilen die gleichen Gewebe gebildet werden, wie nach Infektion durch Pilze usw., werden wir uns die Frage vorlegen, ob es nicht Faktoren gibt, die in diesem wie in jenem Fall — ursächlich bedingt durch Verletzung bzw. Infektion — zur Wirkung kommen und in beiden — scheinbar ungleichartigen — Fällen übereinstimmend die bekannten Reaktionen seitens des Organismus auslösen. — Damit, daß unsere geringen Kenntnisse von den Wirkungsweisen äußerer Faktoren und den Reaktionsfähigkeiten der Zellen und Gewebe nur in einigen Fällen vorläufig eine befriedigende Antwort zu geben gestatten, kann gegen die prinzipielle Berechtigung unserer Fragestellung nichts gesagt sein.

Indem wir die Hypoplasien verschiedener Art auf unzulängliche Ernährung zurückführen, die Veranlassung zu bestimmten abnormen Wachstumserscheinungen in Schwankungen des osmotischen Druckes erkennen u. dgl. m., machen wir uns mit den spezifischen Veranlassungen für bestimmte abnorme Bildungsvorgänge bekannt. Die Tatsache, daß sehr verschiedenartige Methoden beim Experimentieren dieselbe spezifische Veranlassung in Wirkung treten lassen, macht es notwendig, bei Beurteilung jeder abnormen Bildung zwischen jenen und den vom Experimentator angewandten Mitteln zu unterscheiden.

Auf dieses Ergebnis unserer Analyse wird sogleich zurückzukommen sein. Zunächst wenden wir uns nochmals der Unterscheidung zwischen Realisations- und Determinationsfaktoren zu und versuchen wir zu ermitteln, welche Bedeutung diesen und jenen bei der Entstehung pathologischer Gewebe zukommt.

Die Energiezufuhr, welche, wie wir hörten, den Reaktionsfaktoren in vielen Fällen ihre Bedeutung gibt, spielt bei der Ausgestaltung der Pflanzenorgane eine außerordentlich große Rolle, welche die Scheidung zwischen diesen und den determinierenden Faktoren erschwert; je nach der Intensität, mit welcher bestimmte Realisationsfaktoren auf das in Entwicklung begriffene Organ wirken und ihm Energie zuführen, sehen wir das Endprodukt graduelle Verschiedenheiten aufweisen: schlecht ernährte Organe und Gewebe bestehen aus kleineren Zellen, aus minder zahlreichen Schichten, aus unvollkommener differenzierten Anteilen als solche,

welchen die nötigen Stoffe reichlicher zugeflossen sind. Eine kontinuierliche Reihe führt durch alle Grade der Hypoplasie über das „Normalbild" zu den Strukturen überernährter Organe und Gewebe, die man durch Hinleiten besonders reichlicher Nährstoffmengen zu bestimmten Anteilen der Pflanze oder auf anderem Wege erzielen kann, worüber später noch ausführlicher zu berichten sein wird. In solchen Fällen kommt den realisierend wirkenden Faktoren gleichzeitig auch determinierende Bedeutung zu — eine Komplikation, die von Roux bereits diskutiert worden ist, und die für den mit botanischen Objekten beschäftigten Forscher besondere Bedeutung hat. In den soeben herangezogenen Fällen der infolge ungleicher Ernährung ungleich stark sich betätigenden Gewebebildung sind die determinierenden Faktoren vor allem in der Pflanze selbst zu suchen. Determinierend wirkt weiterhin der von der Außenwelt bestimmte Grad der Ernährung. Realisierend wirken die Ernährung, der Wassergehalt der Zellen, die Zufuhr von Sauerstoff, die Temperatur usw. Die Mittel schließlich, durch welche wir Abweichungen von der normalen Ausbildung der Gewebe erzielen, sind Verdunkelung, Herabsetzung der Transpiration u. ähnl. m.

Von der realisierenden Bedeutung des Turgors war schon oben die Rede; wir müssen hinzufügen, daß der Turgordruck daneben auch determinierende Bedeutung gewinnen kann. Auf abnorm hohen Turgordruck ist die Entstehung der hyperhydrischen Gewebe zurückzuführen, der Lentizellenwucherungen usw. Auch bei diesen und ähnlichen Bildungen sind die determinierenden Faktoren teils in den von der Außenwelt unabhängigen Qualitäten der Zellen begründet, teils werden sie in diesen erst durch die Einwirkung der Außenwelt verwirklicht. Von den realisierenden Faktoren gilt dasselbe wie im ersten Fall. Die Mittel, die dem Experimentator zur Verfügung stehen, sind Herabsetzung der Transpiration, Injektion von Wasser in die Interzellularen, Anwendung turgorerhöhender anästhetischer Mittel u. ähnl. m.

Von der langen Kausalkette, die mit der Anwendung eines dieser Mittel beginnt und mit der Gestaltungs- oder Differenzierungsreaktion der Zellen und Gewebe endet, kennen wir oft nur das erste und das letzte Glied; das Ziel der Forschung wird sein, auch alle dazwischen liegenden zu ermitteln. Bei den weiter unten gegebenen Erörterungen zahlreicher einzelner Fälle werden wir die bei abnormen Gewebebildungen eintretenden Gestaltungs- und Differenzierungsprozesse nach demjenigen Faktor benennen, welcher dem letzten uns bekannten Glied jener Kausalketten entspricht: als Osmomorphosen werden wir diejenigen Morphosen bezeichnen, bei deren Entstehung osmotische Faktoren determinierend mitwirken, als Chemomorphosen diejenigen, welche auf die determinierende Wirkung bestimmter chemischer Stoffe zurückzuführen sind usw.

Bei unserer noch sehr unvollkommenen Einsicht in die Entwicklungsmechanik der pflanzlichen Gewebe werden wir freilich dabei oft mehr auf Vermutungen und Analogieschlüsse angewiesen sein, als auf experimentell gewonnene Ermittlungen uns stützen können. Namentlich macht die Analyse aller Selbstdifferenzierungsvorgänge große Schwierigkeiten.

Die große determinierende Bedeutung, welche vielen der von Roux als Realisationsfaktoren bezeichneten, von der Außenwelt her auf die Organismen wirkenden Agentien bei der Ontogenese pflanzlicher Organe und Gewebe zukommt, darf nicht — wie es gelegentlich geschehen zu sein

scheint — zu der Meinung verführen, daß jegliche Differenzierung von außen induziert würde. Die in den Sproß- oder Wurzelspitzen sich abspielenden Differenzierungsvorgänge, durch welche Mark-, Leitbündel-, Rindengewebe und Epidermis unterscheidbar werden, sind Selbstdifferenzierungsprozesse; die Energiezufuhr von außen allerdings entscheidet, bis zu welchem Grade jene fortschreiten können, oder — unter einem anderen Gesichtswinkel betrachtet — die äußeren Umstände entscheiden darüber, ob das volle Maß der Entwicklung, welches den betreffenden Zellen, Geweben und Organen erreichbar ist, wirklich erreicht oder die Entwicklung schon vorher bald auf dieser, bald auf jener Stufe arretiert wird.

* * *

Selbstdifferenzierung eines Organs oder Organismus ist, wie wir oben bereits auseinander setzten, „abhängige Differenzierung" der Teile jenes Ganzen. Namentlich die experimentell arbeitende Pflanzenmorphologie hat es sich angelegen sein lassen, die Wirkung der einzelnen Teile aufeinander zu ermitteln[1]).

„Unter Korrelation versteht man ein „wechselseitiges oder auch einseitiges Abhängigkeitsverhältnis", das zwischen gewissen organischen Einheiten oder zwischen Funktionen der Organismen in der Weise besteht, daß eine bestimmte Veränderung in der einen organischen Einheit oder in einer Funktion auch gleichzeitig zu einer bestimmten Änderung in einer anderen Einheit oder in einer anderen Funktion führt." Uns interessieren nur die gestaltenden Wirkungen der Korrelationen.

Um die Wirkungen, die der Teil eines Ganzen auf die anderen Teile oder manche von ihnen hat, zu ermitteln, hat man bestimmte Teile entfernt und hat aus dem Verhalten der anderen auf die Wirkung des resezierten Teiles geschlossen. Oder man hat einzelnen Teilen die Möglichkeit zum Wachsen, zum Ausüben ihrer Funktionen und Wirkungen durch Eingipsen, durch Verdunkelung u. a. genommen und wiederum aus dem Verhalten der anderen Teile oder des Gesamtorganismus auf die Korrelationen geschlossen.

Es kann keine Frage sein, daß die Entwicklung der Gewebe von Korrelationen ebenso abhängig ist wie die der Organe; es werden nicht nur dann, wenn die Entwicklung eines Organs auf korrelativem Wege beeinflußt wird, auch an seinen Geweben die Wirkungen sich bemerkbar machen können, sondern auch die Gewebe eines und desselben Organs, ja auch die Zelle des nämlichen Gewebes und die Teile einer Zelle beeinflussen sich gegenseitig in ihrer Gestaltungs- und Differenzierungstätigkeit.

Darüber, durch welche Agentien diese Beeinflussungen erreicht werden, sind wir freilich zurzeit sehr wenig unterrichtet. Die Schwierigkeiten, die der Erforschung der Korrelationen im Wege stehen, sind für den Anatomen erheblich größer als diejenigen, die der experimentell arbeitende Morphologe zu überwinden hat; denn die Methoden des letzteren kann bei der Kleinheit der in Frage kommenden Teile der Anatom nicht ohne weiteres übernehmen, und operative Eingriffe, durch die kleinere oder

1) RHUMBLER, Korrelation (Handwörterb. d. Naturwiss. 1912, **2**, 731); vgl. ferner z. B. GÖBEL, Organographie, 1. Aufl. 1898, **1**, 177 ff. (dort weitere Literaturangaben); Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen 1908, 70 ff.; PFEFFER, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. 1904, **2**, 195.

größere Anteile entfernt werden sollen, üben auf Zelle und Gewebe in sehr fühlbarer Weise auch noch andere Wirkungen aus als diejenigen, die durch den Fortfall oder die Störung der Korrelationen bedingt werden. Nicht ohne Erfolg hat man versucht, auf dem Wege der Plasmolyse die Zellen physiologisch voneinander zu trennen und aus ihrem Verhalten nach der Isolierung auf die Wirkung der zwischen ihnen normalerweise bestehenden Korrelationen zu schließen[1]).

Sicher ist, daß Zellen, die im festen Gewebeverband nebeneinander liegen, sich mechanisch beeinflussen: mit der Beseitigung einer Zelle wird von ihren lebendigen Nachbarinnen der Druck genommen, den jene auf diese ausübte: die turgeszenten Zellen wölben sich in die entstandene Lücke vor. Ebenso wirken bereits Tod und Turgorverlust des Plasmaleibes auf die überlebenden Nachbarinnen — vorausgesetzt, daß die Membran der toten Zelle nicht zu widerstandsfähig ist, als daß sie durch den Turgordruck der Nachbarzellen deformiert werden könnte. Noch mit anderen physikalisch leicht verständlichen Korrelationen, namentlich mit denjenigen, die nach den Gesetzen der Diosmose durch Wasseraustausch seitens benachbarter Zellen zustande kommen, darf mit Sicherheit gerechnet werden.

Dazu kommen die chemischen Korrelationen, d. h. diejenigen, welche durch spezifische Stoffwechselprodukte der Teile eines Ganzen bewirkt werden. Eine so hervorragende Rolle wie im Tierkörper scheinen sie in den Pflanzen und deren Organen zwar nicht zu spielen, gleichwohl darf schon jetzt als sichere Tatsache betrachtet werden, daß sie auch im Pflanzenkörper wirksam sind und nicht geringen Einfluß auf die Histogenese haben[2]). Wir werden später noch von ihnen zu sprechen haben.

Für die Genese abnormer Zellen und Gewebe können korrelative Wirkungen in mehr als einer Hinsicht bedeutungsvoll werden.

Beginnen wir mit den Wirkungen der Störungen, welche irgendwelche Eingriffe in das die normale Ontogenese beherrschende System von Korrelationen bringen.

Ich rechne hierher die unübersehbare regellose Formenmannigfaltigkeit, welche viele pathologische Zellen und Gewebe auszeichnet und in sinnfälligen Gegensatz zu den Elementen der entsprechenden normalen Gewebe bringt, die hinsichtlich ihrer Form viel mehr „über einen Leisten" sich konstruiert zeigen. Ich denke hierbei an die Mannigfaltigkeit der in ihrem Wachstum gestörten Wurzelhaare (Fig. 148), Pilzhyphen usw. und der Involutionsformen der Bakterien u. a. (Fig. 153), an die regelwidrigen Größenunterschiede der unter abnormen Bedingungen ge-

---

1) Vgl. oben S. 333. Isaburo-Nagai (Physiologische Untersuchungen über Farnprothallien. Flora 1914, **106**, 281) sah die Zellen der Prothallien von *Athyrium filix femina*, *Ceratopteris thalictroides* u. a. nach Plasmolyse und nachfolgender Kultur in hypotonischen Lösungen zu Adventivthallis auswachsen.

2) Namentlich das, was soeben über den von den Zellen ausgeübten mechanischen Druck zu sagen war, macht es ohne weiteres klar, daß der Fortfall der Korrelationen die Beseitigung von Wachstumshemmungen bedeuten kann; auch ist die Möglichkeit zuzugeben, daß sich Zellen beim normalen Verlauf der Ontogenese auf chemischem Wege im Wachstum gegenseitig hemmen können, und der Ausfall dieser Hemmungen zu Wachstumsanomalien führen kann. Gleichwohl wäre es zu weit gegangen, wollte man mit Weigert und anderen Pathologen (vgl. Weigert, Neue Fragestellungen in der pathologischen Anatomie. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte 1896) alle abnormen Bildungen ursächlich auf die Beseitigung von Hemmungen zurückführen. Mindestens den abnormen pflanzlichen Produkten gegenüber nötigt nichts zu dieser Annahme.

ernteten Pilzsporen[1]), an die bizarren Idioblasten, die VÖCHTING in abnormen Geweben gefunden hat (s. o. Fig. 155) u. ähnl. m.; in den gleichen Zusammenhang gehören ihrer Form wegen die höchst unregelmäßigen, „willkürlichen" Membranverdickungen der im Wachstum gehemmten oder in irgendeiner anderen Weise geschädigten Zellen (Fig. 180), die unregelmäßig gestalteten, sogar verzweigten Zystolithen, die sich zuweilen in Blättern von *Ficus elastica* finden, und die abenteuerlich gestalteten Stärkekörner, die nach VÖCHTING[2]) in den experimentell erzeugten „Blattknollen" von *Oxalis crassicaulis* auftreten (Fig. 192): die abnormen Körner (*b*) sind erheblich größer als die normalen (*a*) und „zeigen eigentümliche, bald kurze, buckelförmige, bald längere, bald sehr lange gerade oder hakenförmig gebogene Fortsätze an einem gänzlich abnormal gestalteten Körper".



Fig. 192.
Abnorm gestaltete Stärkekörner (*b*) neben normalen (*a*); Blattknollen von *Oxalis crassicaulis*. Nach VÖCHTING.

Wie bei den Zellen, finden wir auch bei den Geweben eine die pathologischen Produkte kennzeichnende schier unbeschränkte und regellose Mannigfaltigkeit; zu erinnern wäre an die unregelmäßige Gestaltung der Kallusgewebe und daran, daß wir die kataplasmatischen Gewebe überhaupt durch den Mangel an konstanten Form- und Größenverhältnissen gekennzeichnet fanden. Auffallend variabel in Form, Größe und Zellenzahl sind die Drüsenhaare auf den von *Perrisia persicariae* (auf *Polygonum*-Arten) erzeugten Blattrollgallen[3]), die von GARJEANNE an Wasserkulturen von *Alicularia* gefundenen Antheridien[4]) u. v. a. Ein letztes Beispiel, dem sich aus der pathologischen Pflanzenanatomie noch viele ähnliche anreihen ließen, soll Fig. 193 veranschaulichen. In den Blattkissen der Kohlrabipflanzen, die VÖCHTING nach Unter-

1) Vgl. z. B. RAYBAUD, Des formes tératologiques provoquées par la transpiration chez les Mucorinées (C. R. Soc. biol. 1909, **66**, 1119).

2) VÖCHTING, Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **34**, 1).

3) Abbildung bei KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 217, Fig. 109*a*.

4) GARJEANNE, Der Einfluß des Wassers auf *Alicularia scalaris* (Beih. z. bot. Zentralbl. 1914, Abt. I, **31**, 410).

drückung ihrer Geschlechtstätigkeit mit abnormen Kambien sich ausstatten sah, erfolgt die Bildung der letzteren so verschieden wie nur möglich: in einem der beiden abgebildeten Fälle (Fig. 193*a*) sehen wir „fünf Stränge durch einen Kambiumstreifen vereinigt, der sich von den Seiten der beiden äußeren aus nach innen fortsetzt und über den primären Gefäßteilen schließt. Die zwei anderen, in der Figur oben liegenden Bündel haben jedes um sich herum einen vollständigen Kambiumring erzeugt. Der ganze Körper ist sonach in drei mit eigenem Wachstum versehene, ungleich große Teilkörper zerfallen“; in Fig. 193*b* hingegen zeigen sich „die vier auf der linken Seite gelegenen Bündel durch einen gemeinsamen Kambiumstreifen verbunden, der sich am oberen und unteren Bündel auf den Seiten nach innen fortsetzt, hier aber endigt. Wie die vier Bündel der linken, so sind auch die drei der rechten Seite und das untere mit gemeinsamem Kambium versehen, das aber drei tief eindringende Falten bildet, von denen zwei bis in die Mitte des Körpers reichen, am oberen seitlichen und am unteren Bündel endigt es auch hier wieder blind. Der obere Strang der Gruppe endlich hat einen Kambiumstreifen, welcher von

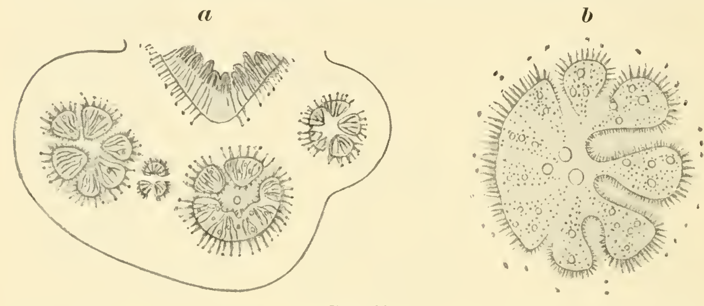


Fig. 193.
Mannigfaltigkeit der Gewebebildung. Kambiumbildung in abnormen Blattkissen des Kohlrabi; vgl. die im Text gegebene Erklärung. Nach VÖCHTING.

der Außenseite auf die beiden Innenseiten übergreift, ohne mit dem der benachbarten Bündel in Zusammenhang zu treten“[1]). Diese Proben sollen von der Art der uns hier begegnenden Mannigfaltigkeit eine Vorstellung geben[2]).

Schließlich ist noch auf die „organoiden Gallen“ zurückzuverweisen, deren unberechenbare Formenmannigfaltigkeit als ein dem Gebiet der

1) VÖCHTING, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers 1908, 181.

2) Auch aus der Normalanatomie der höheren Pflanzen kennen wir Zellen- und Gewebeformen, die durch ihre regellose Mannigfaltigkeit und „willkürliche“ Gestaltung in Gegensatz zu der Gesetzmäßigkeit stehen, welche im allgemeinen die Ausgestaltung der normalen Anteile beherrscht. Ich erinnere an die Spikularzellen, an die „Gekrösezellen“ des Paprikasamens und namentlich an die „Schutzzellen“, die TSCHIRCH unter den Atemhöhlen der Blätter von *Kingia australis* fand (Der anatomische Bau des Blattes von *K. austr.* R. BR. Abh. bot. Ver. Provinz Brandenburg 1881, **23**, 1). Sehr variabel gestaltete normale Gewebe sind z. B. die extranuptialen Drüsen auf den Blattstielen mancher *Viburnum*-Arten. Im allgemeinen aber bleibt die erörterte weitgehende Formenmannigfaltigkeit ein Vorrecht pathologischer Bildungen.

Morphologie entstammendes Beispiel veranschaulichen soll, daß Zellen- und Gewebebildung einerseits, Organgestaltung andererseits auch in diesem Punkte miteinander übereinstimmen[1]).

Wenn unter normalen Verhältnissen die Gestaltungs- und Differenzierungstätigkeit der denselben Gewebelagen angehörigen Zellen nur geringe individuelle Schwankungen aufweist, so liegt der Grund vermutlich darin, daß im normalen Organismus regulierende Korrelationen wirksam sind, die auch die Wachstumsleistungen der einzelnen Zellen regeln und gleichsam ständig in den gleichen Gleisen sich bewegen lassen. Der Produktion abnormer Gewebe geht nun oft eine Störung dieser Korrelationen voraus. Wie das Schwungrad der Maschine den Gang ihrer Teile regelmäßig macht und mancherlei Störungen, die auf diesen wirken, nicht zur Geltung kommen läßt, ebenso bewirken auch jene Korrelationen einen gleichmäßigen Fortgang der Formwechselprozesse, bis irgendwelche äußeren Bedingungen sie außer Tätigkeit setzen oder doch ihre bisherige Wirksamkeit alterieren. Wir können uns zurzeit von der Art der die Gestaltungstätigkeit der Zellen und Gewebe regelnden Korrelationen keine Vorstellung machen, noch viel weniger über die Störungen, die sie unter abnormen Umständen erfahren, etwas aussagen; es mag daher entschuldigt werden, wenn zunächst nur durch einen Vergleich eine Erklärung der Theorie versucht werden konnte. Ähnliche Gedanken, wie die hier ausgesprochenen, liegen wohl auch Vöchtings Äußerungen zugrunde, der die in den abnormen Kohlrabipflanzen u. a. gefundenen Idioblasten (Fig. 155) als Zellen betrachtet, deren Entwicklung „offenbar in eigenen Bahnen verläuft, über die das Ganze nur bedingte oder keine Herrschaft ausübt“; „die Idioblasten verraten deutlich, daß die Zelle hier dem Ganzen gegenüber unabhängiger auftritt, als im normalen Individuum[2]).“

Auf die Behinderung der korrelativen Wirkungen glaube ich weiterhin eine bei der Bildung pathologischer Gewebe weit verbreitete Erscheinung zurückführen zu sollen, die mit der bisher erörterten zunächst wenig zu tun zu haben scheint: die Tilgung der Mannigfaltigkeiten, die das normal entwickelte Organ auszeichnet.

Am sinnfälligsten begegnet uns diese Tilgung wohl bei den organoiden Gallen: bei den Vergrünungen nehmen die Blumenblätter, Staub- und Fruchtblätter alle dieselben oder doch sehr ähnliche Formen an, indem sie den Kelch- und Laubblättern ähnlich werden; die Füllung der Blüten besteht darin, daß Staub- und Fruchtblätter blumenkronähnlich sich entwickeln. Bei den Gallen, die *Siphocoryne xylostei* an *Lonicera* hervorruft, produzieren die Kronen alle möglichen Formen, die alle gleichsam dahin zielen, die Zygomorphie der normalen Blüte „abzuschwächen“ oder durch Aktinomorphie zu ersetzen; während also unter normalen Entwicklungsbedingungen das Schicksal der fünf Korollenteile ein verschiedenes ist, wird diese Mannigfaltigkeit unter dem Einfluß des Gallenreizes völlig oder nahezu getilgt. Analoge „Vereinfachungen“ erfahren auch die

---

1) Vgl. Küster, Organoide und histioide Gallen (Biol. Zentralbl. 1910, **30**, 116). Gallen der Pflanzen 1911. Auch an die Mannigfaltigkeit organoider Regenerate u. a. wäre zu denken, an die regellose Mischung der Charaktere in Klebs' *Sempervivum*-Blüten u. ähnl. m.

2) Vöchting, a. a. O. 1908, 236.

Teile der vegetativen Sprosse unter dem Einfluß der verschiedensten Bedingungen[1]).

Die Mannigfaltigkeiten im histologischen Bau der Pflanzen können dieselbe oder ganz ähnliche Tilgung erfahren. Die beiden Tochterzellen, in welche die erste Querwand das keimende *Fucus*-Ei teilt, verhalten sich normalerweise verschieden, indem die dem Lichte abgewandte Zelle ein Rhizoid liefert, die andere zum „Sproßpol" sich ausgestaltet; durch Behandlung mit hypertonischen Lösungen beseitigt man diese Mannigfaltigkeit, so daß beide Zellen in gleicher Weise zu Rhizoiden auswachsen können[2]). Ebenso liegen die Verhältnisse bei den höheren Pflanzen. Alle Differenzierungsvorgänge können ausgeschaltet und selbst dann durch homogenes Gewebe ersetzt werden, wenn die betreffenden Pflanzenorgane keineswegs in ihrer Entwicklung gehemmt und auf einer frühen Stufe ihrer Histogenese gleichsam festgehalten werden, sondern wenn die Zellenbildung viel lebhafter vor sich geht als unter normalen Bedingungen, wie z. B. bei der Bildung vieler Wundgewebe, der kataplasmatischen Gallen usw.

Die Störung der Korrelationen, auf die wir auch das Ausbleiben der normalen Differenzierungsvorgänge und die Tilgung der Form- und Strukturmannigfaltigkeiten zurückzuführen versuchen, braucht keineswegs eine dauernde zu sein: indem der Reiz „abklingt", kehren die normalen Verhältnisse wieder zurück: das Wundholz nähert sich mehr und mehr dem Bau des normalen Holzes, im Kallus werden Differenzierungen sichtbar, die den normalen ähneln; ich erinnere an die Differenzierungen, durch welche im Kallusgewebe peripherisch gelagerte Steinzellen und zentrale Massivs von trachealen Elementen sichtbar werden (Fig. 82), und durch welche der Kallus schon in relativ frühen Stadien seiner Entwicklung histologisch der normalen Achse ähnlich wird, deren Gewebe eine ganz ähnliche Schichtenfolge aufweist. Die Entstehung der Kallusgewebe ist eine Folge des Traumas, die Ausbildung einer der Achsenstruktur ähnlichen Gewebeschichtung ist ein Selbstdifferenzierungsvorgang, bei welchem ganz ähnliche Korrelationen walten wie bei der Ontogenese normaler Achsen.

Dasselbe gilt für die prosoplasmatischen Gallen. Auf die Achsenähnlichkeit ihrer Struktur ist schon wiederholt hingewiesen worden[3]). Houard[4]) vergleicht die Gallen des *Andricus Sieboldi* (auf *Quercus*) mit kleinen Adventivtrieben, und ein solcher Vergleich ist ganz allgemein den prosoplasmatischen Gallen gegenüber am Platze; das Mark der dikotylen Sprosse ist dem zartwandigen Nährgewebe der Gallen gleichzusetzen, das Xylem dem mechanischen Gewebemantel, das Phloem und die Grundgewebsrinde den außerhalb der letzteren liegenden Gewebeschichten der Gallen, der Gallenrinde. Das Schema der Gewebefolge wiederholt sich, wie be-

---

1) Küster, Über die Gallen der Pflanzen (Fortschr. d. naturwiss. Forschung 1913, 115, 122).

2) Küster, Normale und abnorme Keimungen bei *Fucus* (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 522); Kniep, Beiträge zur Keimungsphysiologie und Biologie von *Fucus* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, **44**, 645).

3) Küster, Neue Ergebnisse auf dem Gebiete der pathologischen Pflanzenanatomie (Ergebn. d. allg. Pathol. usw. 1907, Abt. I, **11**, 387, 444); Trotter, Sulla possibilità di una omologia caulinare nelle galle prosopl. (Marcellia 1910, **9**, 109); Küster, Gallen der Pflanzen 1911, 298 ff.

4) Houard, Rech. anat. s. l. galles de tiges; pleurocécidies (Bull. scient. de la France et de la Belgique 1903, **38**, 140, 266).

kannt, bei einer außerordentlich großen Zahl von prosoplasmatischen Gallen, freilich stets in wohlcharakterisierten Varianten[1]). Wir werden später zu erörtern haben, auf was für äußere Einflüsse das Zustandekommen von Gallen, insbesondere der prosoplasmatischen, zurückzuführen ist, und werden dabei auseinandersetzen, daß die Qualität der bei der Gallenbildung wirksamen Reize die Qualität der Gallengewebe bestimmt; die Ausbildung von Gewebefolgen aber, die der der Sproßgewebe im wesentlichen entspricht, sprechen wir als einen Akt der Selbstdifferenzierung an[2]).

Das Gemeinsame, das die hier erörterten Fälle kennzeichnet, ist der Umstand, daß durch irgendwelche Eingriffe die zwischen den Teilen des betroffenen Ganzen bestehenden Korrelationen alteriert oder ihre von der normalen Entwicklungsgeschichte her bekannten Wirkungen aufgehoben, später aber in normaler Art und normaler Wirksamkeit wieder hergestellt werden: nach ihrer Wiederherstellung entstehen Gewebe und Organe, welche den normalen in wichtigen Punkten ähnlich sind (prosoplasmatische Gallen) oder ihnen völlig gleichen (Regeneration). —

Eine zweite Gruppe stellen wir mit denjenigen Fällen zusammen, bei welchen inverse Differenzierungen infolge gestörter Korrelationen zustande kommen.

Die Unterschiede, welche bei bifazialen Blättern zwischen den oberen und den unteren Schichten des Mesophylls bestehen, sind das Produkt eines Selbstdifferenzierungsvorganges und bleiben auch dann erkennbar, wenn Ober- und Unterseite der Spreiten gleichen Beeinflussungen seitens der Außenwelt ausgesetzt sind. In seltenen Fällen erscheinen die für Ober- und Unterseite charakteristischen Zellenformen miteinander vertauscht.

Raciborski[3]) beschreibt intumeszenzenähnliche Wucherungen, die er auf der Unterseite der Blätter von *Nicotiana tabacum* fand („Krupuk"-krankheit des Tabaks), und welche aus typisch entwickelten Palissaden bestehen. Analoge Palissadenbildung fand Lilienfeld[4]) bei *Corylus avellana var. laciniata*; bei den Blättern der Haselspielart kommt es allerdings nicht zur Bildung stark erhabener Wucherungen, sondern höchstens zur Bildung flacher Höcker; in den beiden Querschnitten, welche Fig. 194 veranschaulicht, ist die Differenzierung des Mesophylls invers ausgefallen, indem sich unterseits Palissaden, oberseits isodiametrische oder parallel zur Oberfläche gestreckte Parenchymzellen entwickelt haben; in anderen Fällen wurde die Spreite isolateral, indem auf beiden Seiten Palissaden entstanden. Die beschriebenen Differenzierungsvorgänge werden nach Lilienfelds Beobachtungen schon sehr früh in der Knospe angelegt; von lokaler Wirkung irgendwelcher äußerer Faktoren, durch welche die

1) Mißbildungen und Differenzierungsvorgänge in abnormen Gewebewucherungen, die durch Selbstdifferenzierung bestimmten Anteilen des normalen Individuums ähnlich werden, sind auch aus dem Tierreich bekannt. Ich verweise auf die von Waelsch beschriebenen Neubildungen an Hühnerembryonen (Über experimentelle Erzeugung von Epithelwucherungen usw. Arch. f. Entwicklungsmechanik 1914, **38**, 509; vgl. dazu auch A. Weber, ibid. 1914, **40**, 339).

2) Küster, a. a. O. 1911, 299, 324.

3) Raciborski en Jensen, Onderzoekingen over tabak in de Vorstenlanden. Batavia 1905, 5 (zitiert nach Angabe von Lilienfeld, s. nächste Anm.); Ludwigs, Über die Kroepoekkrankheit des Tabaks in Kamerun (Ber. d. D. bot. Ges. 1913, **31**, 536).

4) Lilienfeld, Über eine Anomalie des Blattgewebes bei *Nicotiana tabacum* und *Corylus avellana* var. *laciniata* (Bull. internat. de l'acad. d. sc. Cracovvie ser. B. 1910, 714).

lokale heterotopische Palissadenbildung erklärt werden könnte, ist nichts bekannt. —

Schließlich wäre zu fragen, ob die Änderungen in den Korrelationen vielleicht in der Art erfolgen können, daß eine völlige Neuorientierung in ihnen eintritt, und harmonische Gebilde entstehen, die sich von den normalen prinzipiell unterscheiden.

Einige der Morphologie der Pflanzen entnommene Beispiele werden erklären, auf was für Produkte im Falle derartiger Wandlungen im Walten der Korrelationen zu rechnen ist.

Die Blüten der *Fuchsia* sind im allgemeinen aktinomorph; abnormerweise aber treten an ihr unter der Einwirkung von Umständen, die wir nicht näher kennen, zygomorphe Blüten auf (HILDEBRAND); dasselbe ist

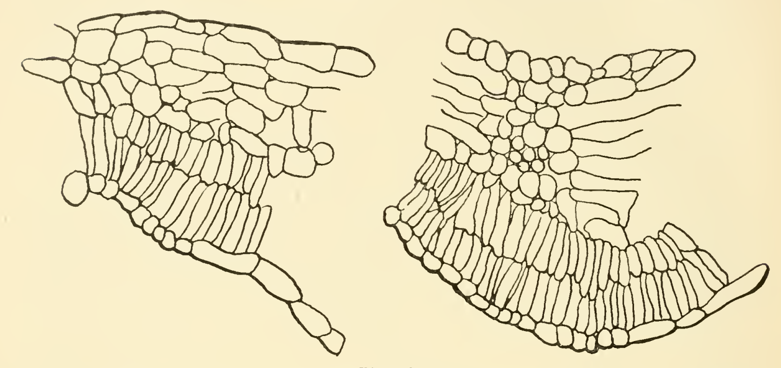


Fig. 194.
Inverse Gewebedifferenzierung. Auf der Blattunterseite haben sich typische Palissaden-, auf der Oberseite Schwammparenchymzellen entwickelt (*Corylus avellana* var. *laciniata*). Nach LILIENFELD.

für *Begonia* und von HEINRICHER[1]) für *Iris*-Arten und *Potentilla aurea* beschrieben worden. Glieder eines Organkreises, die bei normalem Entwicklungsverlauf zu gleichartigen Gebilden heranwachsen, erfahren also ein ungleichartiges Schicksal.

Auch dafür, daß die Teile eines einzelnen Organs im Gegensatz zu ihrem normalen Verhalten ungleichartige Entwicklung erfahren, fehlt es nicht an Beispielen. Sehr auffällig ist, daß *Berberis buxifolia* nach Infektion durch *Aecidium Jacobsthalii* statt einfacher, ungegliederter, sitzender Blätter verhältnismäßig große, langgestielte und tief gespaltene Spreiten trägt. Laziniate Spreiten entstehen auch infolge von Milbeninfektion (*Corylus avellana*)[2]) oder bei der ätiologisch noch nicht befriedigend erforschten

1) HILDEBRAND, Über eine zygomorphe *Fuchsia*-Blüte (Bot. Zentralbl. 1879, **77**, 177); Über drei zygomorphe männliche Blüten bei einer *Begonia* (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 558); HEINRICHER, Beiträge zur Pflanzenteratologie und Blütenmorphologie (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Kl. 1883, Abt. I, **87**, 1); *Potentilla aurea* L. mit zygomorphen oder auch asymmetrischen Blüten usw. (Zeitschr. d. Ferdinandeums 1907, 3. Folge, **52**, 281).

2) Vgl. KÜSTER, a. a. O. 1913, 125 ff. — Abermals beschrieben und abgebildet

„roncet"-Krankheit des Rebstocks, die der zerschlitzten Blattspreiten wegen, die sie kennzeichnen helfen, auch als Petersilienkrankheit bezeichnet worden ist.

Große Ausbeute liefern uns die histioiden Anomalien der Pflanze. Eine Neuorientierung der Korrelationen nehme ich zur kausalen Erklärung der spontan einsetzenden Verbänderung oder Fasziation der Vegetationspunkte vieler Pflanzen an: aus dem radiär symmetrischen Gebilde wird ein bisymmetrisch gebautes.

Vor allem interessieren uns in diesem Zusammenhang diejenigen Gallen, die wir als prosoplasmatische bezeichnen wollten. Die Konstanz, mit der bei ihrer Entwicklung bestimmte Form- und Größenverhältnisse sich wiederholen, steht in deutlichem Gegensatz zu dem „willkürlichen" Formenspiel der kataplasmatischen Produkte. Dazu kommt die ebenso konstante und für die betreffende Gallenart charakteristische Schichtenfolge ihrer Gewebe. Ebenso wie die Konstanz und artcharakteristische Entwicklung der histologischen Merkmale normaler Pflanzenteile sind auch die entsprechenden Eigenschaften der prosoplasmatischen Gallen auf das unbehinderte Walten autoregulativer Korrelationen zurückzuführen, die aber — nach dem Resultat zu schließen — keineswegs sämtlich mit den im normalen Pflanzenkörper, zumal in seinen Achsenorganen (s. o. S. 350) wirksamen übereinzustimmen oder auch nur ihnen ähnlich zu sein brauchen; die Formen, die wir z. B. bei vielen Zynipidengallen finden, und die Gliederungen, die wir an ihnen wahrnehmen, weichen allzu weit von den normalen ab, als daß auf durchweg gleiche oder den normalen ähnliche Korrelationen geschlossen werden könnte. Bei den Gallen von *Cynips caput medusae*, *C. Hartigi*, *Dryophanta disticha* und vielen anderen Zynipidengallen, ferner auch bei Produkten anderer Zezidozoën (*Apiomorpha cornifex* u. a.)[1]) haben wir gesetzmäßig gegliederte Formen vor uns, die in der normalen Organogenese der betreffenden Arten kein Analogon finden.

Weitere Beispiele für das durch abnorme Bedingungen veranlaßte Auftreten „neuer" Mannigfaltigkeiten werden sogleich noch zu erbringen sein.

N e o e v o l u t i o n u n d N e o e p i g e n e s i s. — Wenn an einem sich entwickelnden Organ oder Organismus Mannigfaltigkeiten sichtbar werden — dort, wo zunächst gleichartiges undifferenziertes Material vorlag, so kann es sich, wie ROUX auseinander gesetzt hat[2]), um das Sichtbarwerden von Verschiedenheiten handeln, die als strukturelle oder chemische in dem Material unsichtbar bereits vorhanden waren, oder um wirkliches Neuauftreten, um wirkliche Neubildung von Mannigfaltigkeiten: im ersten Fall spricht ROUX im Anschluß an die von C. FR. WOLFF aufgestellten Termini von Neoevolution, im zweiten von Neoepigenesis.

Der Beweis dafür, daß irgendwelchen sichtbar werdenden Differenzierungen bisher unsichtbare Verschiedenheiten in dem sich differenzierenden Material zugrunde liegen, wird nur dann erbracht werden können, wenn es gelingt, durch neue Methoden — etwa solche mikrochemischer Art — das bisher Unsichtbare dem Auge des Forschers zugänglich zu

wurde dasselbe Objekt von LINGELSHEIM, Ein Fall von Blattfiederung bei *Corylus avellana* L. (Bot. Jahrb. f. Systematik usw. 1914, **50**, Suppl.-Bd., 607).

1) Vgl. KÜSTER, Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911, Fig. 80 ff.

2) ROUX, Einleitung zu den Beiträgen zur Entwicklungsmechanik des Embryo und Beitrag 1 (Zeitschr. f. Biol. 1885, **21**, 411, 415; Ges. Abhandl. 1895, **2**, 5).

machen; andernfalls werden wir etwa vorhandene unsichtbare Mannigfaltigkeiten nur erschließen können. Wenn ich auf die Frage Neoevolution oder Neoepigenesis hier eingehe, so geschieht es hauptsächlich, um dabei auf die Beziehungen zwischen pathologischer Pflanzenanatomie und phylogenetischen Spekulationen hinzuweisen.

Ich beginne wiederum mit den von der Zezidologie her bekannten Erscheinungen.

Von der Ontogenese der Gallen der *Adelges abietis* war oben die Rede (s. S. 167 und Fig. 103): an der Basis der unter dem Einfluß der Infektion stehenden Fichtennadeln bilden sich kragenartige Wucherungen. Obwohl das Gallentier von diesen und überhaupt von den abnorm sich entwickelnden Nadeln weit entfernt ist — die Gallenmutter sitzt an der Basis der infizierten Sproßspitzen — entwickelt sich nur eine bestimmte Zone zu der kragenartigen Neubildung; eben dieser Teil erfährt also ein anderes Entwicklungsschicksal als die anderen Teile der Nadel, und hierin haben wir das Auftreten einer „Mannigfaltigkeit" zu sehen, die an den entsprechenden normalen Gebilden nicht zum Ausdruck kommt. Für die Beurteilung des Falles kommt uns der Vergleich der Wirtspflanze mit nahe verwandten Formen zu Hilfe: an den Fruchtzapfen der japanischen Schirmtanne (*Sciadopitys verticillata*) kommen durch seitliche Wucherung des Blattparenchyms zweiklappige Kapseln zustande, die mit den beschriebenen Gallenbildungen große Ähnlichkeit haben [1]). Es wird nicht angehen, diese Übereinstimmung für eine zufällige zu erklären; vielmehr liegt es nahe, sie mit der natürlichen Verwandtschaft der beiden Bäume zu erklären und in den *Abies*-Nadeln im Sinne der Rouxschen Neoevolution unsichtbare Verschiedenheiten anzunehmen, die unter den vom Parasiten geschaffenen Bedingungen zur Entstehung sichtbarer Mannigfaltigkeiten den Anlaß geben.

Eine andere Deutung beanspruchen meines Erachtens die fiederspaltigen *Corylus*-Blätter (s. o.), die zygomorphen *Potentilla*-Blüten, die Verbänderung radiär-symmetrischer Sprosse usw. Es liegt kein Anlaß vor, hier eine Annäherung an verwandte Formen anzunehmen, bei welchen eben jene Mannigfaltigkeiten, die die genannten Anomalien von normalen Individuen der gleichen Spezies unterscheiden, normalerweise bereits sichtbar werden; vielmehr möchte ich das Erscheinen der jene Gebilde kennzeichnenden Mannigfaltigkeiten für Neoepigenesis halten [2]), ebenso das Auftreten charakteristisch geformter Anhangsgebilde an den Gallen der *Cynips Hartigi* u. v. a.

Ähnliche phylogenetische Erwägungen wie durch die *Adelges*-Galle werden uns auch durch pathologisch-anatomische Befunde anderer Art, die nichts mit Gallenbildung zu tun haben, nahegelegt.

Von großem Interesse sind die Beobachtungen Hills an *Tropaeolum peregrinum* [3]); nimmt man den Pflanzen die Blattspreiten oder Stücke von diesen, so entstehen auf Achse und Blattstielen ansehnlich große Haare; normalerweise aber ist *Tr. peregrinum* eine völlig kahle Spezies. Ihre

---

1) Vgl. Krašan u. v. Ettingshausen, Untersuchungen über Deformation im Pflanzenreiche (Denkschr. Akad. Wiss. Wien 1891, **58**, 611).

2) Küster, Über die Gallen der Pflanzen (Fortschr. d. naturwiss. Forschung 1913, **8**, 727).

3) Hill, The production of hairs on the stem and petioles of *Tropaeolum peregrinum* L. (Ann. of bot. 1912, **26**, 589).

Epidermis wird also durch die Operation zur Ausbildung einer Mannigfaltigkeit in ihrer Struktur angeregt, von der bei ungestörtem Verlauf der Ontogenese nichts zu erkennen ist. Da nun andere Arten von *Tropaeolum* an ihren oberirdischen Teilen Haare entwickeln können, ist die Vermutung nicht von der Hand zu weisen, daß bei der abnormen Haarbildung auf den Organen des *Tr. peregrinum* sich vielleicht Befähigungen offenbaren, die die Pflanze im Verlauf ihrer phylogenetischen Entwicklung verloren hat, und die infolge eines experimentell herbeigeführten Rückschlages sich wieder äußern.

Ein anderer sehr interessanter Befund sind die Markstrahltracheïden, die nach JEFFREY bei *Cunninghamia sinensis* nach Verwundung — in dem der Verwundung ausgesetzten Ringe und an der dem Trauma gegenüberliegenden Stelle — gebildet werden[1]). *Cunninghamia* besitzt normalerweise keine Markstrahltracheïden, und JEFFREY glaubt aus ihrem pathologischen Auftreten auf den Grad der natürlichen Verwandtschaft zwischen der genannten Gattung und den normalerweise mit Markstrahltracheïden ausgestatteten Koniferen schließen zu dürfen.

Noch auffälliger sind vielleicht diejenigen Fälle, in welchen Differenzierungen auftreten, ohne daß irgendwelche unmittelbare abnorme Einwirkung seitens der Außenwelt zu ermitteln wäre.

GWYNNE-VAUGHAN[2]) hat das abnorme Auftreten eines „mixed pith" bei *Osmunda regalis*, d. h. eines Markes, in dessen Parenchym zahlreiche Tracheïden eingebettet liegen, zu phylogenetischen Schlüssen verwertet. —

Ebenso wie abnormen Organformen werden auch pathologischen Gewebestrukturen gegenüber die Verquickung der kausalen Forschung mit phylogenetischen Spekulationen und die Verwertung pathologischer Befunde zu Rückschlüssen auf die natürliche Verwandtschaft der Organismen nur mit größter Zurückhaltung gewagt werden dürfen.

* * *

Von den Schwierigkeiten, die sich der Ermittlung der determinierenden Faktoren entgegen stellen, war vorher die Rede. Sie mögen es entschuldigen, daß die nachfolgenden Gruppierungen — namentlich was die im letzten Abschnitt zusammengestellten Beispiele betrifft — den Charakter einer nur provisorischen Systematisierung tragen.

---

1) JEFFREY, Traumatic ray-tracheïds in *Cunninghamia sinensis* (Ann. of bot. 1908, **22**, 593). Die Frage nach der Verwertbarkeit der nach Verwundung auftretenden Markstrahltracheïden zu phylogenetischen Spekulationen ist ferner von THOMPSON und HOLDEN behandelt worden (THOMPSON, Ray tracheïds in *Abies*. Bot. Gaz. 1912, **53**, 331; Beobachtungen an verwundeten Achsen von *A. amabilis* und *A. concolor*; HOLDEN, R., Ray tracheïds in Coniferales. Ibid. 1913, **55**, 56; Wirkung der Verwundung auf Taxodineen und Kupressineen). Ähnliche Spekulationen stellt BAILEY für ein Laubholz an (Reversionary characters of traumatic oak woods. Bot. Gaz. 1910, **50**, 374): die phylogenetisch älteren Formen der Eiche haben nur schmale, einreihige Markstrahlen, die jüngeren außer solchen auch breite; beim Wundholz wird nach BAILEY die phylogenetische Entwicklung gleichsam rekapituliert, indem zuerst schmale, später breite Markstrahlen entwickelt werden. Vgl. auch EAMES, On the origin of the broad ray in *Quercus* (Bot. Gaz. 1910, **49**, 161).

2) GWYNNE-VAUGHAN, On a „mixed pith" in an anomalous stem of *Osmunda regalis* (Ann. of bot. 1914, **28**, 351).

1. Osmomorphosen.

Alle Wirkungen des in den Zellen herrschenden osmotischen und Turgordrucks auf die Gestaltungs- und Differenzierungstätigkeit der Zellen und Gewebe sollen als Osmomorphosen bezeichnet werden.

Abnorm hoher Turgordruck kommt zustande, wenn den Zellen von außen reichlichere Wassermengen zugeführt werden als unter normalen Umständen, wenn der normale Fortgang ihrer Wasserabgabe unterbrochen wird, oder wenn der osmotische Druck oder andere Faktoren in den Zellen sich derart ändern, daß diese von dem ihnen zur Verfügung stehenden Wasser mehr aufnehmen können als zuvor. Als wichtige Mittel, den Turgordruck zu steigern, haben wir unmittelbare Zufuhr von Wasser, Aufenthalt der Pflanzen in feuchter Atmosphäre und die Behandlung mit anästhetischen Mitteln bei unseren früheren Erörterungen oft zu erwähnen gehabt.

Abnorme Steigerung des Turgordrucks vermag auf die Gestalt der Zellen in doppelter Weise zu wirken: durch die pralle Füllung mit Wasser werden die Zellwände gedehnt, und die Zelle „versucht" sich abzurunden, soweit die Form der Zellulosehülle und der feste Verband mit ihrer Nachbarschaft es gestatten. Diese Wirkung ist reversibel und physikalisch restlos verständlich. Die osmotische Schwellung der Zellen kann so stark sein, daß diese sich hier und da voneinander lösen, und die Pflanzenorgane platzen (s. o. S. 292).

Wichtiger ist, daß der gesteigerte Turgordruck das Wachstum der Zelle anzuregen, also irreversible Formveränderungen einzuleiten vermag. Dieselben Wirkungen, welche die osmotische Schwellung hat, kann auch das von dem abnorm hohen Turgordruck angeregte Wachstum haben, ja es können die nämlichen Wirkungen in noch viel höherem Maße sich zur Geltung bringen als auf dem zuerst erörterten Weg[1]).

Das durch abnorme Turgordruckerhöhung veranlaßte Wachstum zeigt oft die Kennzeichen reinen Streckungswachstums (s. o. S. 33 ff.).

Beispiele für abnormes Zellenwachstum nach Erhöhung des Turgordrucks liefern uns die mit anästhetischen Mitteln behandelten Fäden der *Spirogyra*: die Zellen geben ihre normale Zylinderform auf und schwellen zu tonnenförmigen Gebilden (s. o. S. 254) an. Eine sehr starke Deformation der Membran durch mechanische Dehnung würde zwar dieselben Tonnen entstehen lassen; gleichwohl nötigen uns das, was wir von der Dehnbarkeit der Zellenmembranen wissen, und mancher andere Umstand zu der Annahme, daß es sich um ein vom Turgordruck angeregtes Wachstum handelt, das an denjenigen Teilen der Zellhaut, welche am stärksten auf Zugspannung in Anspruch genommen sind, am stärksten sich betätigt. GERASSIMOFF hat gezeigt, daß die Deformation der Zylinder zu Tonnen nur erfolgt, wenn die Vorbedingungen zum Wachstum erfüllt sind; kernlose Zellen bleiben bei der Ätherbehandlung unverändert bei ihrer Zylindergestalt[2]). Um dasselbe Phänomen handelt es sich bei dem Anschwellen der in künstlichen Kulturen gehaltenen und nicht normal belichteten Algen, deren Zellen

---

1) Über die Schwierigkeiten, die Wirkungen der osmotischen Schwellung von den eines schwachen Wachstums zu unterscheiden vgl. FITTING, Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung der Blüten (Jahrb. f. wiss. Bot. 1911, **49**, 187). Wir beschränken uns im folgenden auf die Darlegung von Fällen, in welchen sehr kräftiges Wachstum sich betätigt.

2) GERASSIMOFF, Ätherkulturen von *Spirogyra* (Flora 1905, **94**, 79).

Berthold und Tobler beschreiben[1]) (*Pleonosporium Borreri*, *Antithamnion*), und deren Deformation sie auf mechanische Dehnung der Zellwand zurückführen wollen.

Analoge Osmomorphosen normaler Art möchte ich in den tonnenförmigen Gebilden sehen, als welche sich die Oogonien von *Oedogonium* von den vegetativen Zellen unterscheiden. Das Längenwachstum der Rhizoiden reagiert deutlich auf die Höhe des in der umgebenden Flüssigkeit herrschenden osmotischen Druckes[2]).

Nicht anders als bei den niederen Pflanzen steht es bei den höheren: Steigerung des Turgordrucks führt auch bei ihnen zu Wachstum der Zellen.

Pflanzen, die an wasserreichen Lokalitäten wachsen, haben häufig größere, höhere Epidermiszellen als die an trockenen Standorten wachsenden, und die Vergrößerung der Epidermiszellen gibt diesen die vom Standpunkt der physiologischen Anatomie aus oft behandelte papillöse Form. Auch bei den Zellen anderer Gewebeformen sehen wir das Volumen mit der der Pflanze zur Verfügung stehenden Wassermenge innerhalb bescheidener Grenzen zunehmen.

Als Osmomorphosen sind die von Riehm nach künstlicher Füllung der Interzellularräume mit Wasser beobachteten Wachstumserscheinungen[3]), die nach Behandlung mit turgorsteigernden Gasen eintretenden Veränderungen[4]) und namentlich auch die hyperhydrischen Gewebe zu nennen. Letztere gewähren dadurch noch ein besonderes Interesse, daß sie vorzugsweise durch Wachstum der Zellen in e i n e r Richtung zustande kommen.

Wasserentziehung, Steigerung des osmotischen Druckes, Kultur in Lösungen hoher Konzentration und starker Wasserverlust durch Transspiration hemmen mehr oder weniger stark das Streckungswachstum der Zellen. Die Zellen der in hochkonzentrierten Lösungen kultivierten Pilze und Algen pflegen erheblich langsamer zu wachsen als in schwächeren Lösungen; der Rhythmus der Zellenteilung wird derart beeinflußt, daß kleinere Zellen zustande kommen als in Medien geringen osmotischen Druckes. Artari[5]) sah die Entwicklung des *Stichococcus bacillaris* in Zuckerlösungen, die mehr als 5% Traubenzucker oder 10% Rohrzucker enthielten, sich allmählich verlangsamen und bei 25% Trauben- oder 48% Rohrzucker aufhören. Daß hierbei der osmotische Druck maßgebend ist, lehren die Unterschiede in der Wirkung des genannten Mono- und Disaccharids.

In vielen Fällen freilich wird es schwer sein, die physikalisch-osmotische Wirkung der Lösungen von den chemischen der in ihnen enthaltenen Stoffe zu trennen, namentlich dann, wenn es sich um Verbindungen handelt, die als Nährmaterialien und Energielieferer das meristische Wachs-

---

1) Berthold, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, **13**, 569, 688); Tobler, Über Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform (Ibid. 1904, **39**, 527, 549; dort weitere Beispiele von Literaturangaben).

2) Buchtien, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von *Equisetum* (Bibl. bot. 1887, **8**).

3) Riehm, E., Beobachtungen an isolierten Blättern. Dissertation, Halle a. S. 1904.

4) Vgl. z. B. Purkyt, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Einfluß des Tabaksrauches auf Keimlinge (Anzeiger Akad. Wiss. Wien 1912, Nr. 17, 265).

5) Vgl. Artari, Der Einfluß der Konzentration der Nährlösungen auf die Entwicklung einiger grüner Algen I (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **40**, 593) u. a.

tum zu fördern imstande sind oder andererseits Gifte sind und das Wachstum der Zellen durch ihre chemischen Qualitäten inhibieren können[1]).

Hemmung des Wachstums kombiniert sich, wie in anderen Fällen so auch bei den Osmomorphosen mit mancherlei anderen Anomalien, mit abnorm orientierten Teilungen, abnormen Wandverdickungen, Auftreten mehrkerniger Zellen (s. o. Fig. 159) u. a.

Bei den höheren Pflanzen sind auch hier die Wirkungen im wesentlichen dieselben wie bei den niederen. Kultur an trockenen Standorten führt zu Hemmungen des Zellenwachstums und auch der Zellenteilungen, zur Bildung dicker Membranen usw.[2]).

Eine Erscheinung, die mit den hier geschilderten Osmomorphosen in einem noch nicht genügend erforschten Zusammenhang steht, ist die „halophile" Ausbildung des Gewebes der Pflanzen, die in einem chlornatriumreichen Substrat kultiviert werden. Auch Gewächse, die ihrem natürlichen Vorkommen nach nichts mit typischen Meerstrandbewohnern oder Halophyten zu tun haben, können ihnen durch Zuführung von ClNa ähnlich gemacht werden. Namentlich Lesage hat an zahlreichen Arten Untersuchungen angestellt[3]): die Gewebe werden dick und fleischig, die Zellen ihres Mesophylls vergrößern sich und nehmen Palissadenform an, die Interzellularräume werden reduziert; der Chlorophyllapparat der Zellen erfährt dabei deutliche Schädigungen und kann völliger Desorganisation anheim fallen. Vielleicht ist es die durch den ClNa-Gehalt verminderte Wasserdampfabgabe, welche an den mit Salzlösungen behandelten Versuchspflanzen hypertrophische Wachstumserscheinungen veranlaßt. Nicht alle Pflanzen reagieren übrigens in gleicher Weise: von 85 untersuchten Arten blieben 27 hinsichtlich ihrer Blattdicke unverändert, bei vier Arten führte die ClNa-Kur sogar zu einer Abnahme in der Blattdicke, während bei den übrigen 54 eine Zunahme zu konstatieren war[4]). Die Streckung der Mesophyllzellen, die zu Palissadenformen führt, macht, ebenso wie die Reduktion des Chlorophyllapparates die Gewebe der ClNa-Pflanzen den hyperhydrischen ähnlich, so daß ich sie auch ätiologisch für vergleichbar mit diesen halten möchte.

Bei Kultur unter Wasser erzielte Aug. Kraus[5]) Keimlinge mit „fleischigen" Blättern (*Helianthus*, *Lepidium sativum*), die aus abnorm großen Zellen sich zusammensetzen. „Karnosität" erzielte ferner Vesque[6])

1) Vgl. namentlich Livingston, On the nature of the stimulus which causes the change of form in polymorphic green algae (Bot. Gaz. 1900, **30**, 289).

2) Daß die von Cavara beschriebenen histologischen Anomalien allein auf die gesteigerte Transpiration zurückzuführen seien, ist unwahrscheinlich (Alcune ricerche intorno all' azione del vento sullo sviluppo delle piante. Atti R. Accad. Sc. Napoli 1910, **49**, 70). — Über den osmotischen Druck, der in den Zellen der Alpenpflanzen herrscht, vgl. Marie et Gatin, Déterminations cryoscop. effectuées s. des sucs vég. Compar. d'espèces de montagne avec les mêmes esp. de plaine (C. R. Assoc. franç. avanc. sc. 1911, 492; cf. Bot. Zentralbl. 1913, **122**, 6).

3) Lesage, Rech. expér. sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes (Rev. gén. de bot. 1890, **2**, 54); Boodle, Succulent leaves in the wale-flower (*Cheiranthus Cheiri* L.) (New Phytol. 1904, **3**, 39).

4) Auch Pethybridge sah die ClNa-Pflanzen in der Entwicklung gehemmt werden (Beiträge zur Kenntnis der Einwirkung der anorganischen Salze auf die Entwicklung und den Bau der Pflanzen. Dissertation, Göttingen 1899).

5) Kraus, A., Beiträge zur Kenntnis der Keimung und ersten Entwicklung von Landpflanzen unter Wasser. Dissertation, Kiel 1901.

6) Vesque, Sur l. causes et sur l. limites des variations de structure des vég. (Ann. agron., **9**, 481 und **10**, 14; vgl. Bot. Zentralbl. 1884, **18**, 259).

nicht nur durch Kultur bei abnorm hohen Temperaturen, sondern auch durch abwechselndes Begießen seiner Versuchspflanzen mit 5- (oder 2,5)%iger Nährlösung und destilliertem Wasser. — Inwieweit das „Fleischigwerden" der Blätter bei Kultur der Pflanzen in unvorteilhaften Nährlösungen[1]) in diesem Zusammenhang genannt werden darf, muß noch fraglich bleiben.

Die Betrachtung der experimentell erzielbaren Form der Sukkulenz führt uns zu der einiger Gallen, die hinsichtlich ihrer Zellenformen nicht geringe Übereinstimmung mit den Versuchsobjekten LESAGES und den hyperhydrischen Geweben aufweisen. Die Produkte des *Oligotrophus Solmsii* (auf *Viburnum lantana*), die Fenstergallen des Bergahorns u. a.[2]) bestehen aus palissadenartig gestreckten Mesophyllzellen, die sich freilich von den bei ClNa-Pflanzen und hyperhydrischen Geweben gefundenen höchst auffällig durch ihren sehr reichlichen Zytoplasmagehalt unterscheiden. Gleichwohl ist die Möglichkeit zu erwägen, daß wenigstens die Vorgänge des Zellenwachstums auch bei der Entstehung der genannten Gallen auf ähnliche Faktoren zurückzuführen sind wie die früher genannten Osmomorphosen. Weitere Beispiele der Übereinstimmung zwischen hyperhydrischen Geweben und den durch Hypertrophie zustande kommenden Gallen liefern uns viele Erineumgallen; die Schlauchzellen, die an der Innenseite des unreifen Perikarps von *Pisum sativum* u. a. entstehen, stimmen in der Form durchaus mit den Erineumhaaren überein, die *Eriophyes tiliae* entstehen läßt, und unterscheiden sich im wesentlichen von diesen nur dadurch, daß sie gelegentlich Teilungen erfahren, während bei den Erineumhaaren auf die Kernteilung keine Querwandbildung folgt. Daß die Perikarpintumeszenzen hinter den Gallenhaaren an Plasmareichtum nicht zurückbleiben, geht aus unseren früheren Mitteilungen (s. o. S. 49) bereits hervor.

Eine weitere Form von Osmomorphosen sind diejenigen Bildungen, deren Entstehung weniger durch die Höhe des in den Zellen herrschenden Druckes, sondern durch den Wechsel im Turgordruck bedingt wird. Hierher rechne ich die oben (S. 243) eingehend geschilderten Wachstumsanomalien, die an Wurzelhaaren und anderen ähnlichen Zellenformen durch Behandlung mit heterotonischen Lösungen hervorgerufen werden können. Wir haben bereits im vorangehenden Kapitel eingehend die Mannigfaltigkeit der Formen geschildert, welche die wachsenden Spitzen der Wurzelhaare usw. annehmen können. Genau dieselben Formen finden wir bei den Intumeszenzen der Perikarpe wieder und in charakteristischer artkonstanter Weise auch bei manchen Erineen (s. o. Fig. 98, 114 u. 117); wahrscheinlich handelt es sich auch in den beiden letztgenannten Fällen um Schwankungen im Turgor- bzw. osmotischen Druck der Zellen, die dieses Mal nicht durch einen Wechsel der in der Außenwelt verwirklichten, sondern durch innere Bedingungen zustande kommen. —

Analoga aus der Normalanatomie liefert z. B. das Myzel des *Leptomitus*.

* * *

1) NOBBE, Über die physiologische Funktion des Chlors in den Pflanzen (Landwirtschaftl. Versuchsstat. 1865, **7**, 371); NOBBE, SCHRÖDER und ERDMANN, Über die organische Leistung des Kaliums in den Pflanzen (Ibid. 1871, **13**, 321); FRANKS (Krankh. d. Pfl. 1895, 2. Aufl., **1**. 288).

2) KÜSTER, Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911, 263.

Über die Möglichkeit einer neuen Wirkungsweise des Wassergehalts der Zellen auf die Vorgänge der Gewebedifferenzierung hat SIMON[1]) sich geäußert. Er beobachtete, daß an einem Pappelsteckling durch ständiges Zurückschneiden des Kambialkallus der aus dem Mark entstehende Kallus in seiner Entwicklung sehr gefördert werden konnte (Fig. 195). Eine besondere Versuchsanstellung „gestattete nun aufs klarste die Entwicklung der Anschlußbahnen für die Sprosse des Markkallus oder des dort befindlichen Wundholzes an die jüngsten Gefäße des Stecklings zu verfolgen. Zu diesem Zwecke wurden an den betreffenden Stecklingen einige Millimeter von der Wundfläche entfernt eine horizontale bis auf das Mark gehende Röhre ausgebohrt, welche sich in der Folge schnell mit Kallus füllte. Die Verbindung des Markkallus mit dem in diesem Kallus entstandenen Wundholz erfolgte nun durch Gefäßstränge, welche ihren Weg durch das sonst völlig untätige Mark hindurchnahmen." Hierfür hat SIMON vermutungsweise folgende Erklärung gegeben: „Sehr bald nach der Verletzung wird sich in dem Gewebe oberhalb der Durchtrennungsstelle ein Wassermangel fühlbar machen, da der ihn durchziehende Gefäßstrang kein Wasser mehr abgeben kann .... Dagegen ist im unteren Sproßteil hinreichend Wasser vorhanden, denn von dem angeschnittenen apikalen Bündelende aus wird nach erfolgter Schließung der Wundstelle durch Kallusgewebe und dem hierdurch bedingten Aufhören des Blutens das Wasser in die umgebenden Gewebe gepreßt. Vorausgesetzt nun, daß diese letzteren Gewebe aus gleich durchlässigen Parenchymzellen bestehen, muß von dem Bündelende her ein ziemlich gleichmäßiger Wasserabfall in diesem Gewebe zustande kommen. Dieses Wassergefälle wird sich allmählich auch an dem basalen Bündelende bemerkbar machen, welches inzwischen infolge innerer Bedingungen mit der Neubildung von Gefäßzellen begonnen hat. Auf diese Neubildungstätigkeit könnte die Wasserverteilung als Reiz nun insofern einwirken, als von den dem Bündelende anliegenden Zellen immer nur diejenigen zu Tracheïden bzw. Tracheen umgewandelt werden, welche den größten Wassergehalt besitzen. Ebenso werden auch diese Zellen am ehesten zur weiteren Teilungstätigkeit angeregt. So kommt es allmählich zur Bildung eines Gefäßstranges, welcher sich dem Wassergefälle entgegenschiebt, bis die den größten Wassergehalt aufweisenden, dem apikalen Bündelende anliegenden Zellen erreicht sind. Es läge demnach hier eine Reizwirkung vor, welche mit den Tropismen, speziell dem Hydrotropismus zu vergleichen wäre."

Ob SIMON mit dieser Theorie der Wahrheit nahe gekommen ist oder nicht, muß unentschieden bleiben. Vermutlich sind bei der Entstehung der von ihm beschriebenen Strukturen ähnliche oder dieselben Agentien wirksam, wie bei der in Blattspreiten vor sich gehenden Regeneration des Gefäßbündelnetzes (s. o. S. 144 und Fig. 84), bei der Bildung transversal verlaufender Gefäße und Siebröhren, die NEEFF nach Verwundung entstehen sah (Fig. 54), und vielleicht auch bei der sekundären Verstärkung der bereits vorhandenen Leitbündel, von welchen bei Besprechung der „Aktivitätshyperplasien" die Rede sein wird.

Ich möchte hier der Anastomosen gedenken, die zwischen den trachealen Gewebsanteilen der Wurzeln oder Sprosse gelegentlich gefunden

1) SIMON, Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen (Ber. d. D. bot. Ges. 1908, **26**, 364, 393).

werden, ohne daß die Untersuchung der abnorm entwickelten Stücke irgendwelche Anhaltspunkte zur Beurteilung der die Anomalien hervorrufenden Faktoren gäbe. Die Wurzeln von *Polygala senega*, deren Stele, wie bekannt, von mächtigen Parenchymsektoren wechselnder Breite zerschnitten wird, interessieren uns insofern, als diese Sektoren gar nicht selten von transversal verlaufenden Reihen trachealer Elemente durchzogen werden; noch auffälliger sind die Strukturanomalien in den Sprossen der *Aristolochia sipho*, deren Markstrahlen manchmal von tracheal differenzierten, meist ganz kurzgliedrigen Zellenbändern durchzogen werden. In beiden Fällen kommen Xylemgruppen, deren Fasern senkrecht zueinander orientiert sind, zur Entwicklung — Anomalien, die uns bereits bei Behandlung des Wundholzes und der Rindenknollen begegnet sind (Fig. 61).

2. Mechanomorphosen.

Als Mechanomorphosen sollen alle gestaltenden Wirkungen mechanischen Zuges und Druckes auf die Pflanzenzellen und -gewebe bezeichnet werden.

Kraftwirkungen und Reizwirkungen kommen dabei in Betracht.

Die Kraftwirkungen wirken modellierend auf Zellen, die ihr Wachstum abgeschlossen haben oder gar schon tot sind, und äußern sich darin, daß sie wachsende Zellen eine den jeweiligen Druckverhältnissen entsprechende Form annehmen lassen.

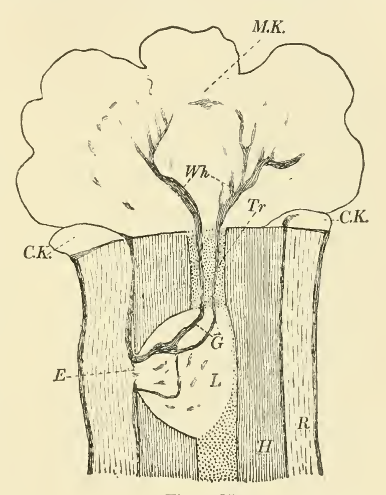


Fig. 195.
Osmomorphose. Längsschnitt durch einen Pappelsteckling mit Markkallus. *R* Rinde, *H* Holz, *L* Bohrloch, *E* Kommunikation des Kallus mit dem Kambium, *MK* Markkallus. *CK* Reste des Kambiumkallus, *Wh* Wundholz, *Tr* Tracheïdenstränge, *G* Gefäßstränge. Nach SIMON.

Durch mechanischen Druck können Pflanzenzellen aus ihrer normalen Lage gebracht, gebogen und gefältelt werden — eine Wirkung, die sich an lebenden und toten Zellen in gleicher Weise bemerkbar machen kann. Daß diese Deformation auf den histologischen Charakter eines Gewebes bestimmenden Einfluß gewinnen kann, lehrt z. B. das Wellenholz („Wimmerwuchs") unserer Bäume[1]. Über mechanisch deformierte dünnwandige, parenchymatische Anteile gab bereits Fig. 179*a* (*Fuchsia*) Aufschluß.

1) R. HARTIG hat nachgewiesen, daß der „Wellen- oder Wimmerwuchs" der Bäume oft auf den Längsdruck zurückzuführen ist, „welchen eine sich stark nach oben verdickende Seitenwurzel auf Rinde und Kambium des unteren Stammendes, welchen der dicker werdende Ast nach oben und unten auf die Rinde des Baumes ausübt. Dieser Längsdruck veranlaßt bei dünnrindigen Bäumen Faltungen der Rinde und des aus dem Kambium entstehenden Holzes, welche in horizontaler Richtung ver-

Kraftwirkungen ferner liegen vor, wenn die im Wachstum begriffenen Elemente durch Druck in ihrer weiteren Vergrößerung behindert werden; die Sistierung des Wachstums allein veranlaßt an sich natürlich noch nicht die Bildung eines abnorm gebauten Gewebes; nimmt bei gehemmtem Wachstum die Teilung der Zellen ihren Fortgang, so entsteht abnorm kleinzelliges Gewebe. In der Tat läßt sich solches erzeugen, wenn (z. B. durch Gipsverband) die Untersuchungsobjekte unter hinreichend starken Druck gesetzt werden. Lokale Hemmung des Wachstums, wie sie durch Schnürung erreicht werden kann, ruft unter Umständen abenteuerliche Anomalien in Form und Bau eines Organes hervor[1]).

Lokaler Druck wirkt auf wachsende Zellen insofern modellierend, als diese an Stellen hinreichend starken Druckes ihr Wachstum einstellen oder verlangsamen und besonders stark an denjenigen Teilen ihr Wachstum fortsetzen, die keinen Druck zu überwinden haben oder nur unter relativ schwachem Drucke stehen. Die Modellierung ist also keineswegs eine rein passive, sondern wird vermittelt durch die Wachstumstätigkeit lebender Elemente. Ebenso wie wachsende Organe den ihnen zur Verfügung stehenden Raum — wie Abgüsse einer Hohlform — füllen können (Wurzeln in Gesteinslücken[2]), *Agave*-Blätter in fest gepreßter Knospenlage (s. o. S. 315), Blütenorgane der Kruziferen in Knospenlage[3]), Samen, die in einer Frucht in enger Packung neben einander liegen[4]) usw.), können auch Gewebe und Zellen in ihrer Gestaltungstätigkeit durch Raumverhältnisse maßgebend beeinflußt werden. Der wuchernde Kallus nimmt alle beliebigen Zwangsformen an und füllt als „Kittgewebe" alle Lücken zwischen Pfropfreis und Unterlage; Überwallungswülste modellieren sich gegenseitig, wenn sie zusammenstoßen, und ähnlich wirken Gallen aufeinander, wenn sie in besonders dichter Gruppierung sich entwickeln (*Mikiola fagi* auf *Fagus*, *Neuroterus lenticularis* auf *Quercus* usw.).

Außerordentlich lehrreich geben über die mechanische Anpassung einzelner Zellen an den zur Verfügung stehenden Raum die von Haberlandt[5]) mitgeteilten Fälle Aufschluß: die Rhizoiden saprophytisch lebender Moose füllen die von ihnen besiedelten Zellen toter Pflanzenorgane auch dann aus, wenn es sich um so komplizierte Formen handelt wie die der Epidermiszellen der Buchenblätter (Rhizoide von *Eurhynchium praelongum* u. a.). Die Thyllen platten sich gegenseitig zu Polyedern ab und bilden

---

laufen. Bei dickborkigen Bäumen (Eiche, Kastanie, Schwarzerle) winden sich infolge des Längsdruckes die Elemente der Innenrinde und des Holzes in tangential verlaufenden Wellenlinien. Bei Nadelholzbäumen tritt Wellholz an Stöcken selten auf". Vgl. Hartig, Holzuntersuchungen. Altes und Neues 1901, 52; Über die Ursachen des Wimmerwuchses [Wellenholzes] der Bäume (Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen 1901, April); ferner namentlich Jaccard, Etude anat. de bois comprimés (Mitteil. schweiz. Zentralanst. forstl. Versuchswesen 1910, Nr. X).

1) Vgl. z. B. Prein, Über den Einfluß mechanischer Hemmungen auf die histologische Entwicklung der Wurzeln. Dissertation, Bonn 1908.

2) Über lokales Wachstum, mit welchem eingegipste Wurzeln kleine Lücken des Gipsverbandes füllen vgl. Hottes, Über den Einfluß von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia faba*. Dissertation, Bonn 1901.

3) Günthart, Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie 1910; dort weitere Literaturangaben.

4) Loewi, Die räumlichen Verhältnisse im Fruchtknoten und in der Frucht von *Aesculus* in mathematischer Behandlung (Österr. bot. Zeitschr. 1913, **63**, 356).

5) Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose (Jahrb. f. wiss. Bot. 1886. **17**, 359, 478 ff.).

zusammen Formabgüsse der Gefäßlumina. Die Haare der Gallen des *Neuroterus numismalis* (auf *Quercus*) füllen den ihnen zur Verfügung stehenden Raum und werden dabei unter dem Zwang der Raumverhältnisse nicht selten zu zweiarmigen Gebilden (vgl. Fig. 119).

Andererseits führt das Fehlen eines modellierenden Druckes in vielen Fällen zur Annahme der Kugelform. Wenn Thyllen in Gefäßlumina wachsen und in ihnen auf keinerlei Widerstand stoßen, nehmen sie Kugelform oder kugelähnliche Gestalt an, für deren Zustandekommen rein mechanische Kräfte verantwortlich zu machen sind. Thyllen, welche die Lumina der Gefäße völlig erfüllen, nehmen, wie wir bereits hörten, die Form der letzteren an, erweitern sich aber nicht selten zu kugelförmigen Blasen, wenn sie sich über den Rand angeschnittener Gefäße hinaus entwickeln und dem von der Gefäßwand ausgeübten Druck entwachsen können. Ein interessantes Beispiel aus der Anatomie der normalen Gewebe liefern die kugelförmigen Tracheïden, die HABERLANDT in die Interzellularräume der Blätter von *Euphorbia myrsinites* hineinragen sah und mit den Kugeln eines Thermometers verglich[1]).

Eine ungerechtfertigte Überschätzung des Einflusses, den mechanischer Druck auf abnorme Gewebebildung hat, liegt in der Auffassung, daß die Bildung der Wundholzmassen, der Überwallungswülste usw. rein mechanisch durch die Verminderung des auf die Kambiumzellen wirkenden Rindendruckes verständlich werde, — eine Auffassung, der von zahlreichen Autoren Ausdruck verliehen worden ist[2]). Der Einfluß verminderten mechanischen Druckes wird zwar in der Richtung stärkster Wachstumsbetätigung sich zu erkennen geben, für die abnorme Steigerung des Wachstums selbst aber kann er nicht verantwortlich gemacht werden; ich erinnere an die den Wundholzbildungen quantitativ und qualitativ durchaus vergleichbaren Gallenholzmassen (Fig. 133), deren Entstehung keine Verminderung des Rindendruckes vorausgeht, an ähnliche lokale Steigerungen der Kambiumtätigkeit, die sich durch Störungen in der Ernährung (Dekapitation) erzielen lassen, andererseits an die Erscheinungen der Wundholzbildung unter abnorm erhöhtem mechanischen Druck, wie wir ihn für die Fälle der intraxylaren Wundholzbildung wohl annehmen dürfen.

Lehre von der Wirkung der Polarität auf Form und Wachstum der Zellen. — Die Polarität der Zellen vermag nach VÖCHTING und einigen ihm folgenden Autoren das Zustandekommen mancher abnormer Gewebestrukturen zu erklären, namentlich die Bildung der im Wundholz außerordentlich häufigen Knäuelbildungen (s. o. S. 94 ff. u. Fig. 51, 56, 60, 197). Solche fand VÖCHTING bei *Cydonia japonica* nach Transplantation verkehrt eingesetzter Rindenringe, ferner nach Transplantationen an *Beta vulgaris* und anderen Objekten. Sie führten VÖCHTING zu der Annahme, daß die einzelnen Zellen nicht nur der Längsachse nach polar gebaut sind, sondern daß auch „ihre Pole sich anziehen oder abstoßen, je nachdem wir die ungleichartigen oder gleichartigen in Berührung bringen“[3]).

MÄULE hat versucht, mit Hilfe dieser Lehre von der Polarität der Zellen auch die Knäuelbildungen, die ohne vorherige Transplantation

1) HABERLANDT, Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, mathem.-naturwiss. Kl. 1883, Abt. I, **87**, 51).
2) Vgl. z. B. HARTIG, R., Lehrbuch der Baumkrankheiten 1889, 2. Aufl., 202.
3) VÖCHTING, a. a. O. 1892, 151.

im gewöhnlichen Wundholz reichlich auftreten, zu erklären. Er geht davon aus, daß in Neubildungen verschiedenster Art, auch im Wundholz, die Entwicklung der einzelnen Elemente eine ungleiche ist, indem sich einige schon frühzeitig ausbilden, andere in der Entwicklung zurückbleiben. Die in der Entwicklung vorauseilenden Fasern werden ihrem Bestreben, sich nach unten zu strecken, nicht folgen können, da der Kallus der Ringelwunden, um die es sich handelt, nach unten abgeschlossen ist. Die Faser wird sich daher umbiegen müssen. Durch ähnliche Gründe (Widerstand des Holzes) erklärt es sich nach MÄULE, daß die meisten Fasern in tangentialer Richtung, der Oberfläche des Wundholzkörpers entlang und nicht in radialer Richtung sich umbiegen. Die Faser 1 in der nebenstehenden Skizze (Fig. 196) wächst dementsprechend mit ihrem Wurzelpol w zunächst eine Zeitlang annähernd horizontal weiter. „Wird auch in dieser Richtung der Widerstand zu mächtig, so erfolgt eine weitere Umbiegung nach unten, wenn dies möglich, oder aber nach oben. Dadurch stößt nun ihr Wurzelpol w_1 direkt auf den Wurzelpol w_2 einer anderen Faser, die etwa im Wachstum etwas zurückgeblieben sein möge. Infolge dieses direkten Zusammentreffens zweier gleichnamiger Pole ist w_2 genötigt, auszuweichen, entweder nach außen (links) oder (wie in der Fig.) nach innen (rechts); dort schiebt sich w_2 an der Faser 1 entlang, bis eine weitere Streckung unmöglich ist, oder das Längenwachstum dieser Faser 2 erloschen ist. . . . Die nächste Faser 3 stößt alsdann mit ihrem Wurzelpol w_3 auf w_2 und muß also ebenfalls ausbiegen, sie legt sich mit ihrem Wurzelpolende an die Faser 2 an usw. . . . Es ist klar, daß die schließlich ganz eingeschlossenen Fasern 7, 8 u. s. f. nur einen sehr geringen Spielraum für ihre Ausdehnung haben, und daß zuletzt, durch den Druck der umgebenden Fasern genötigt, zwei gleichnamige Pole direkt zusammentreffen können. Dies wiederspricht der Polarität der Zellen jedoch keineswegs; es ist hierbei nur die Kraft, welche die Enden auseinander treibt, geringer als der äußere Druck; können doch auch gleichnamige Pole zweier Stabmagneten zusammengebracht werden, wenn die freie Beweglichkeit der Stäbe gehindert ist“ [1]).

Neuerdings hat NEEFF [2]) VÖCHTINGS Gedanken wieder aufgenommen und die Knäuelbildungen mit ihrer Hilfe zu erklären versucht.

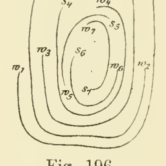
Nach meiner Auffassung sind diese Versuche nicht als gelungen zu bezeichnen.

Vor allem muß bei einer Kritik der Theorie auffallen, daß die Verbiegungen der einzelnen Zellen auch dann auftreten, wenn ein ihrer Polarität nicht entsprechendes Wachstum der Zellen ganz ausgeschlossen ist. In den Blutlausgallen, welche durch gesteigerte Zellenproduktion seitens der gereizten Teile des Kambiums zustande kommen, fand ich gar nicht selten einzelne verbogene Holzelemente und alle Übergänge von diesen zu typischen Knäuelbildungen. Die Knäuelbildungen im Mark, die sich ohne jede traumatische Störung bilden, erwähnten wir bereits oben (S. 97). Es bedingte sehr komplizierte Hilfshypothesen, um zwischen diesen und vielen ähnlichen Befunden einerseits, der von VÖCHTING aufgestellten Theorie andererseits zu vermitteln. Auch VÖCHTING gibt übrigens zu, daß dieselben histologischen Anomalien, die er nach inverser Transplantation ein-

1) MÄULE, a. a. O. 1895 (s. o. S. 92, Anm. 1).
2) NEEFF, a. a. O. 1914 (s. o. S. 92, Anm. 1).

treten sah und auf „Störungen in den polaren Verhältnissen“ zurückführte, auch nach korrelativen Störungen in die Ernährung des Pflanzenkörpers, die keinerlei Wirkung auf die Polarität der Zellen haben können, sich bemerkbar machen [1]).

Wenn sich nach der Theorie gleichnamige Pole benachbarter Zellen abstoßen und in ihrer Wachstumsrichtung derart beeinflussen, daß sie einander ausweichen, so ließe sich annehmen, daß von den Polen der Zellen bestimmte Stoffe ausgehen und die Krümmungsbewegungen der von den polaren Störungen beeinflußten Zellen als chemotropische aufzufassen wären. Daß Zellen sich gegenseitig chemotropisch beeinflussen können, darf z. B. aus dem Verhalten der „ruhenden“ Gameten und ihrer Kopulationsschläuche erschlossen werden; ähnliche Wirkungen wären auch für die im Gewebeverband liegenden Zellen als möglich in Erwägung zu ziehen [2]). VÖCHTINGS Befunde würden aber zu der Annahme nötigen, daß gleichnamige Pole nur dann abstoßend aufeinander wirken, wenn sie in entgegengesetzter Richtung wachsen, und sich unbeeinflußt lassen, wenn sie in gleicher Richtung wachsen.


Fig. 196.
Wundholzknäuel. Schematische Darstellung. Nach MÄULE.

Diese und andere Umstände erschweren die Annahme der Theorie nicht wenig.

Wie ich glaube, bedarf es übrigens keines komplizierten Theorienkomplexes, um die Knäuelbildungen und analoge Gewebeanomalien zu erklären. Ich teile die von KRIEG und JACCARD [3]) vertretene Auffassung, nach welcher besagte Bildungen durch die den wachsenden Zellen zur Verfügung stehenden Raumverhältnisse sich erklären: die Fasern werden durch mechanische Faktoren abgelenkt und zur Knäuelbildung gebracht. Alle in Rede stehenden Erscheinungen sind demnach den Mechanomorphosen anzureihen. Diese Annahme steht mit dem, was über die Entwicklung der Knäule bekannt ist, in gutem Einklang und erklärt gleichzeitig auch, daß gerade an denjenigen Stellen, an welchen die Raumverhältnisse von den normalen besonders weit abweichen, die Knäuelbildung eine so große Rolle spielt (vg. Fig. 197). An der Demarkationslinie mancher *Abutilon*-Propfungen sah OHMANN [4]) die Knäuelbildungen „wie eine Wellenbewegung sich entlang der Grenzzone ergießen“. Die Figur soll gleichzeitig auf die Verwandtschaft der Knäuelbildung mit den Strukturen des Wellenholzes hinweisen.

Ich trage kein Bedenken, die Knäuelbildungen prosenchymatischer sekundärer Gewebe mit den „maserig“ gewundenen Zellenzügen zu ver-

1) VÖCHTING, a. a. O. 1908, 228.

2) NATHANSOHN (Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der trachealen Elemente. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, **32**, 685) nimmt an, daß die Tracheïden sich treffen, weil sie sich gegenseitig beeinflussen und ihr Wachstum lenken. Vgl. auch BITTER, Zur Morphologie und Physiologie von *Microdictyon umbilicatum* (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **34**, 199).

3) KRIEG, a. a. O. 1908, 6 (s. o. S. 90, Anm. 1); JACCARD, Wundholzbildung im Mark von *Picea excelsa* (Ber. d. D. bot. Ges. 1910, **28**, 62); OHMANN (Über die Art und das Zustandekommen der Verwachsungen zweier Pfropfsymbionten. Zentralbl. f. Bakt. 1908, Abt. II, **21**, 232) hat eine Erklärung der Knäuelbildung in Aussicht gestellt, aber meines Wissens bisher nicht veröffentlicht.

4) OHMANN, a. a. O. 1908, 327, Fig. 34*e*.

gleichen, die in besonders üppig sprießenden Perikarpintumeszenzen von *Vicia* und *Pisum* (s. o. S. 49) sich gelegentlich finden, oder sie mit den unregelmäßig verbogenen wurstförmigen Zellreihen, die SCHRÖDER in der hyperplastisch veränderten Rinde dekapitierter *Helianthus*-Pflanzen fand [1]), als ätiologisch gleichartig zusammenzustellen.

Fig. 197.
Knäuelbildung an der Kontaktfläche von Unterlage und Pfropfreis *Abutilon Thompsoni* auf *Abutilon Souvenir de Bonn*. Nach OHMANN.

Auf den Verlauf von Zellreihen im Pflanzenkörper gewinnen mechanischer Zug und Druck in vielen Fällen leicht kontrollierbaren Einfluß.

Die bogig verlaufenden Reihen der Kambialkalluszellen, über die Fig. 33 (*Ulmus*-Steckling) Auskunft gibt, sind als Mechanomorphose leicht zu erkennen.

Der Verlauf der Markstrahlen im Wundholz weicht überall da vom normalen ab, wo Druckdifferenzen das Wachstum nach den geringerem Drucke ausgesetzten Stellen lenken [2]). „An der Stelle, wo die vor der Verwundung vorhandenen Xylemstrahlen nach außen in die nach der Verwundung entstandenen Fortsetzungen übergehen, erscheinen dieselben deutlich

1) SCHRÖDER, W., Zur experimentellen Anatomie von *Helianthus annuus*. Dissertation, Göttingen 1912, Fig. 7.

2) Vgl. SCHWENDENER, Über die durch Wachstum bedingte Verschiebung kleinster Teilchen in trajektorischen Kurven (1880) (Ges. botan. Abhandl. 1898, **1**, 3, 20); HOFFMANN, R., Untersuchungen über die Wirkung mechanischer Kräfte auf die Teilung, Anordnung und Ausbildung der Zellen beim Aufbau des Stammes der Laub- und Nadelhöler. Dissertation, Berlin 1885.

zerbrochen; ja in manchen Fällen ist die Schubwirkung in der Berührungszone so stark, daß die zunächst dem Kallusrande befindlichen Markstrahlen nicht bloß gebrochen, sondern seitlich verschoben erscheinen, d. h. ein kleines Stück eines solchen Strahls durchsetzt die Berührungszone in tangentialer oder tangential-schiefer Richtung, um dann wieder in die mehr radiale überzugehen."

Als Mechanomorphose hat Ohmann die abnorme Richtung der in der Demarkationslinie (s. o. S. 288 Fig. 177) liegenden Faserelemente erkannt, deren Verlauf im wesentlichen orthogonal zur primären Schnittfläche streicht (Fig. 197).

Weiterhin hat Ohmann die büschelförmige Anordnung der Markstrahlen, die an der Grenze zwischen Reis und Unterlage gefunden wird, auf die richtende Wirkung mechanischer Faktoren zurückgeführt[1]). —

Wachsende Zellen können durch mechanischen Zug und Druck derart beeinflußt werden, daß sie der Richtung des Zuges folgend, bzw. in der zur Druckrichtung senkrecht stehenden Richtung sich strecken (passives Wachstum). Bei Behandlung der Wachstumsanomalien war von diesen Wirkungen schon die Rede. Bei manchen Gallen können die durch mechanischen Zug veranlaßten Zellenformen zur Charakteristik der diesem unterliegenden Gewebe beitragen (vgl. Fig. 91).

Dieselben Faktoren sind bei der Gestaltung vieler Schwammparenchymzellen wirksam; die parallel zur Oberfläche gestreckten Zellen des Mesophylls der Schattenblätter hat Stahl bereits auf die Wirkung mechanischen Zuges zurückgeführt. Sehr treffend hat neuerdings Schoute die Streckung, welche die Parenchymzellen des Palmenstammgrundgewebes beim Dickenwachstum erfahren, auf mechanische Faktoren zurückgeführt. Dieselben Prinzipien erklären uns den von Haberlandt entdeckten „Kranztypus" im Assimilationsgewebe der Blätter[2]) (*Eranthis hiemalis*, *Scabiosa ucrainica* u. a.).

Dadurch, daß durch den mechanischen Zug das Wachstum in einer Richtung besonders gefördert wird, beeinflußt der Zug gleichzeitig auch die Richtung der in der wachsenden Zelle sich bildenden neuen Querwände. Doch vermag mechanischer Druck und Zug auch unmittelbar auf die Kernspindel orientierend zu wirken und auf diesem Wege die Richtung der neuen Querwand zu bestimmen. Bei besserer Einsicht in die Physik des Protoplasmas als wir sie heute besitzen, werden wir Wirkungen dieser Art vielleicht als Kraftwirkungen zu verstehen in die Lage kommen. Kny hat gezeigt, daß der Beeinflussung der Kernspindellage durch mechanischen Zug und Druck „innere" Kräfte der Zelle in verschiedenen Gewebearten ungleich große Schwierigkeiten entgegenstellen; so gelingt es z. B. nur in Ausnahmefällen, durch starken auf die Zweige von *Salix* und *Aesculus* ausgeübten radialen Druck ihre einreihigen Markstrahlen zweireihig werden

1) Ohmann, a. a. O. 1908.

2) Stahl, s. o. S. 212; Schoute. Über das Dickenwachstum der Palmen (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1912, sér. 2, **11**, 1, 187); Haberlandt, Vergleichende Anatomie des assimilierenden Gewebesystems der Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, **13**, 74); Physiologische Pflanzenanatomie 1909, 4. Aufl., 259 ff.; Heinricher, Über isolateralen Blattbau usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, **15**, 502).

zu lassen, d. h. die Zellen des Markstrahlmeristems zu abnormen radialen Teilungen anzuregen[1]).

* *
*

Die letzte Kategorie von Mechanomorphosen umfaßt diejenigen ohne weiteres als Reizwirkungen erkennbaren Fälle, in welchen der durch mechanischen Zug und Druck ausgeübte Reiz zur Neubildung von Zellen oder zu charakteristischen Differenzierungsvorgängen anregt.

Kny beobachtete, daß die Markzellen von *Impatiens balsamina*, die ihre Wachstums- und Teilungstätigkeit bereits abgeschlossen haben, durch Druck zu Teilungen gebracht werden können (a. a. O.).

Besonders eingehend ist die Frage untersucht worden, wie mechanischer Zug auf die Ausbildung der mechanischen Gewebe wirkt, nachdem Hegler durch seine Angaben über *Helianthus* und *Helleborus* das Interesse auf sie gelenkt hat[2]).

Hegler fand, daß durch mechanischen Zug die Zugfestigkeit der Pflanzenorgane beträchtlich gesteigert werden kann, indem die mit mechanischem Gewebe ausgestatteten Organe dieses reichlicher produzieren als unter normalen Umständen, und sogar Organe, welchen normalerweise mechanisches Gewebe abgeht, unter dem Einfluß des Zuges solches entwickeln. Heglers Angaben haben sich nicht bestätigt; — weder sind die Blattstiele von *Helleborus niger*, die Hegler für sklerenchymfrei gehalten hatte und künstlich zur Bildung mechanischen Gewebes gebracht haben wollte, frei von dieser Gewebeform[3]), noch gelingt es an den von ihm genannten Objekten, durch Zug die Entwicklung mechanischen Gewebes zu steigern[4]). Die wiederholte Prüfung der Frage, die an den verschiedensten Gewächsen vorgenommen worden ist, hat ergeben, daß verschiedene Arten auf mechanischen Zug ungleich reagieren: Wiedersheim[5]) konnte nur bei *Corylus avellana* durch mechanischen Zug die Zweige zu einer Förderung ihres Sklerenchyms bringen, Ribbard[6]) teilt mit, daß die Achsen von *Vinca major* durch Zug zu einer bescheidenen Verstärkung ihrer mechanischen Zellen zu bringen sind, während die anderen Versuchspflanzen der beiden genannten Autoren negative Resultate gaben. Zu gleichen negativen Ergebnissen kamen ferner Keller[7]) und Vöchting[8]).

1) Kny, Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, **37**, 55, 94); vgl. auch Giesenhagen (s. o. S. 266, Anm. 2).

2) Pfeffer, Untersuchungen R. Heglers über den Einfluß von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in den Pflanzen (Ber. sächs. Ges. Wiss. 1891, 638).

3) Küster, Beiträge zur Anatomie der Gallen (Flora 1900, **87**, 173); Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1901, 2. Aufl., **2**, 148.

4) Vgl. Küster 1903, 1. Aufl., 141; Ball, Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgeweben (Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, **39**, 305; Dissert., Leipzig).

5) Wiedersheim, Über den Einfluß der Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastkörper bei Trauerbäumen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, **38**, 41).

6) Ribbard, The infl. of tension on the formation of mechan. tissue in plants (Bot. Gaz. 1907, **43**, 361); vgl. auch Bordner, The infl. of traction on the formation of mechan. tissue in stems (ibid. 1909, **48**, 251).

7) Keller, Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung der Gewebe in Fruchtstielen. Dissertation, Kiel 1904; vgl. auch Wiedersheim in Bot. Zeitg. 1904, **62**, Abt. II, 135.

8) Vöchting, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers 1908, 254 ff.

Daß die Entwicklung mechanischer Gewebe durch die verschiedensten Faktoren trotz fortgesetzter mechanischer Inanspruchnahme der Organe gehemmt werden kann, war wiederholt zu erwähnen (Hypoplasie). THOUVENIN hat den Fall beschrieben, daß sogar durch mechanische Faktoren die Ausbildung mechanischer Gewebe gehemmt werden kann[1]) (Sprosse von *Zinnia*).

Ganz andere Reaktionen als bisher zu schildern waren, werden erzielt, wenn die Organe nicht durch den in ihrer eigenen Längsachse wirkenden Zug gespannt, sondern wenn sie gebogen werden. Eben der Umstand, daß die Biegung Reaktionen hervorruft, welche Längszug nicht hervorzurufen vermag, führt zu der Annahme, daß bei jenen es sich nicht um die Wirkung des mechanischen Zuges bzw. Druckes handele, sondern ihnen kompliziertere Beziehungen zugrunde liegen. Wir kommen im nächsten Abschnitt auf sie zurück.

3. Chemomorphosen, Trophomorphosen.

Alle Gestaltungs- und Differenzierungsprozesse, die wir an Zellen oder Geweben wahrnehmen, sind chemische Umwandlungsprozesse, und in zweifellos sehr vielen Fällen werden in der Kausalkette, die mit Gestaltungs- oder Differenzierungsvorgängen schließt, auch chemische Umwandlungen als Zwischenglieder der endlichen Reaktion vorausgehen.

Als Chemomorphosen sollen nur diejenigen Morphosen bezeichnet werden, bei welchen die Wirkung eines chemischen Stoffes oder bestimmter Stoffgemische den determinierenden Faktor eines Gestaltungs- oder Differenzierungsvorganges ausmacht[2]).

Auch hier ist mit dem Geständnis zu beginnen, daß die kausale Analyse derjenigen Prozesse, die mit mehr oder minder großer Wahrscheinlichkeit in der nachfolgend behandelten Gruppe aufzunehmen sind, noch sehr unvollkommen ist, und die Zusammenstellung, die hier gegeben werden soll, in mehr als einem Punkte auf Hypothesen beruht. Und selbst in denjenigen Fällen, in welchen wir mit Sicherheit oder einem befriedigenden Grad von Wahrscheinlichkeit bestimmte Gestaltungsvorgänge als Chemomorphosen im oben erläuterten Sinne anzusprechen in der Lage sind, bleibt es unklar, ob der den Ausschlag gebende Stoff eine Reizwirkung auslöst, indem er das Plasma zu diesen oder jenen Leistungen anregt, — oder ob durch ihn die physiologische Wirkung anderer wirksamer Stoffe und Stoffgruppen in andere Bahnen gelenkt wird, oder ob noch kompliziertere Wirkungsweisen vorliegen.

1) THOUVENIN, Des modifications apportées par une traction longitudinale de la tige (C. R. Acad. Sc. Paris 1900, **130**, 663). JACCARD untersuchte Baumwurzeln, die über anderen Wurzeln liegend sich entwickelt hatten und durch das Dickenwachstum der letzteren mehr und mehr gezerrt und aus dem Boden herausgehoben worden waren; inwieweit die an ihnen wahrnehmbaren Strukturabweichungen — Förderung der wasserleitenden Elemente, geringere Wandstärke, schwächere Verholzung, dichtere Anordnung der Tüpfel usw. — auf den mechanischen Zug oder andere die herausgehobenen Teile der Wurzeln beeinflussende Faktoren zurückzuführen sind, muß dahingestellt bleiben (JACCARD, Struct. anat. de racines hypertendues. Rev. gén. de bot. 1914, **25** bis, 359).

2) Wollte man auch die realisierenden Wirkungen (s. o.) chemischer Stoffe bei der Umgrenzung des Begriffs der Chemomorphosen einbegreifen, so käme man dazu, „die ganze Entwicklung und Gestaltung des Organismus als eine Chemomorphose" zu bezeichnen (PFEFFER, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. 1904, **2**, 133).

Daß durch Zuführung chemischer Stoffe zur lebenden Zelle Stoffwechselvorgänge der verschiedensten Art in dieser möglich gemacht werden, ist eine Wirkung, die mehr den Physiologen als den Anatomen beschäftigt.

Für diesen kommen nur die durch chemische Agentien angeregten und bedingten chemischen Leistungen der Zelle in Betracht, welche bei der mikroskopischen Untersuchung eines Pflanzenorganes ohne weiteres erkannt werden und das histologische Bild charakteristisch beeinflussen können.

Hierher gehört vor allem die Anthokyanbildung.

Über ihre Ätiologie sind wir relativ gut unterrichtet. Wenn sie auch nach Eingriffen der verschiedensten Art — nach Zufuhr von Zucker, nach Verwundung, nach Infektion durch pflanzliche oder tierische Parasiten, nach allzu intensiver Belichtung, nach Frost oder nach Störungen anderer Art[1]) — sich einzustellen vermag, so ist doch in allen Fällen der kausale Zusammenhang der Pigmentbildung mit besonders hohem Zuckergehalt erwiesen oder doch wenigstens sehr wahrscheinlich[2]). —

Auf die Wirkungen, die bestimmte Stoffe auf die chemischen Leistungen der Zellen haben, wird man namentlich auch dann aufmerksam werden, wenn bei Abwesenheit der wirksamen Stoffe bestimmte Prozesse unmöglich werden.

Das bekannteste Beispiel ist die Chlorose, die Folge von Eisenmangel, über die alle Lehrbücher der Botanik Auskunft geben. Auch J-Mangel ruft Chlorose hervor (LOEW), desgleichen S- (MAZÉ) oder Mg-Mangel (MANULI)[3]). Über die Frage nach den Beziehungen zwischen der Chlorose des Rebstocks und den der Pflanze gebotenen Stoffen sind die Akten noch nicht geschlossen.

---

1) Aus der sehr umfangreichen Literatur über Anthokyanbildung kann ich hier nur einige Proben geben. Anthokyanbildung nach unmittelbarer Zuckerzufuhr von außen: OVERTON, Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, **33**, 171); MOLLIARD, Action morphogénique de quelqu. subst. organiques sur les végétaux supérieurs (Rev. gén. de bot. 1907, **19**, 242); — nach Nährstoffstauung; Anthokyanbildung nach Unterbrechung der Leitungsbahnen vorzugsweise oberhalb der Verwundungs- oder Knickungsstelle: LINSBAUER, Einige Bemerkungen über Anthokyanbildung (Österr. bot. Zeitschr. 1901, **51**, 1); KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 58 (Blätter von *Saxifraga ligulata*); BUSCALIONI e TRINCHIERI, Sulla coloraz. delle foglie della *Photinia serrulata* LINDL. (Malpighia 1907, **20**); COMBES, Production d'anthoc. sous l'infl. de décortications annulaires (Bull. soc. bot. France 1909, **9**, 227); Rapports entre les composés hydrocarb. et la formation de l'anthocyane (Ann. sc. nat. bot. 1909, sér. 9, **9**, 275); — nach Infektion durch Parasiten: KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911: — nach Belichtung BATALIN (Acta horti petropol. 1879); SCHELL, Über Pigmentbildung in den Wurzeln einiger *Salix*-Arten (95. Naturforsch.-Vers. Kasan, russisch; vgl. JUST, Jahresber. 1877, **5**, 562); LINSBAUER, L., Über photochemische Induktion bei der Anthokyanbildung (WIESNER-Festschr. 1908, 421); — nach Einwirkung niederer Temperaturen OVERTON, a. a. O.; COMBES, a. a. O.; SWART, Stoffwanderung in ablebenden Blättern. Jena 1914; nach starker Transpiration: EBERHARDT, Infl. de l'air sec et de l'air humide sur la forme et sur la struct. des pl. (Ann. sc. nat. bot. 1903, sér. 8, **18**, 114, 135). — Inwieweit auch die durch Nährstoffmangel erzeugte Anthokyanbildung dem allgemeinen Gesetz sich einordnet (vgl. z. B. die N- oder P-armen Kulturen von SUZUKI, On the formation of anthokyan in the stalk of barley. Bull. coll. Agricult. Tokyo 1906—1908, **7**, 29), mag dahingestellt bleiben. — Vgl. auch die bei CZAPEK zusammengestellten Literaturangaben (Biochemie der Pflanzen 1913, 2. Aufl., **1**, 591 ff.).

2) COMBES, a. a. O. 1909.

3) Literatur z. B. bei CZAPEK, Biochemie der Pflanzen, 2. Aufl., **1**, 555.

Giftwirkungen vermögen auch die von den Zellen höherer Pflanzen gelieferten Stoffwechselprodukte hervorzurufen. Als Wirkungen derartiger Stoffe sind Symptome der Mosaikkrankheit, überhaupt der „enzymatischen" Krankheiten, der Fleckenpanaschierung u. a. zu betrachten; von den strukturellen Symptomen der Krankheiten war oben zu berichten (S. 19 ff.). An den Bastarden *Rubus insularis* × *polyanthemus* beobachtete LIDFORSS[1]) Blattflecken und lokale Stärkeanhäufungen, die TISCHLER mit der Wirkung der auch von JOST für Bastardpflanzen angenommenen giftigen Stoffwechselprodukte in Zusammenhang bringt[2]), und die durch ihre hemmende Wirkung auf die Entwicklung der Geschlechtsorgane auch Einfluß auf die Gestaltungsvorgänge der Pflanzen zu bekommen scheinen.

Daß chemische Verbindungen von bestimmter Konstitution auf bestimmte Zellenorgane deutlich wirken und sie zerstören können, war oben (*Trypanosoma*, S. 304) bereits zu erwähnen.

* * *

Eingehend werden wir die gestaltenden Wirkungen chemischer Stoffe zu erörtern haben, bzw. diejenigen Gestaltungsreaktionen, die wir mit großer Wahrscheinlichkeit auf die determinierende Wirkung chemischer Stoffe zurückführen dürfen. Diese vorsichtige Formulierung wird sich schon durch den Umstand empfehlen, daß die meisten der wirksamen Stoffe, auf die wir eine große Reihe von Gestaltungsreaktionen — zunächst vermutungsweise — zurückzuführen das Recht haben, uns ihrer chemischen Natur nach nicht bekannt sind, und daß sie nicht vom Laboratorium, sondern von den Organismen selbst geliefert werden, und ihre Gewinnung, Untersuchung und willkürliche Anwendung im Experiment noch ungelöste Aufgaben der Forschung darstellen.

a) Wirkungen bekannter Stoffe.

Den Versuch, bestimmte Gestaltungsvorgänge mit den chemischen Qualitäten wohlbekannter Stoffe in Zusammenhang zu bringen, hat WEHMER gemacht. Die Tatsache, daß Mukorineen und andere Pilze unter der Einwirkung freier Säuren „Blasenzellen" von der oben (S. 245, vgl. Fig. 151) beschriebenen Art liefern, und eigene Beobachtungen an *Aspergillus* führen WEHMER zu der Vermutung, daß ganz allgemein — auch bei den höheren Pflanzen — H-Ionen blasenähnliche Riesenzellen entstehen lassen[3]). Die Berechtigung dieser Verallgemeinerung wird sich zurzeit schwerlich erweisen lassen.

Sehr schwer zu beurteilen ist die Wirkung von Stoffgemengen, die nach der quantitativen Zusammensetzung verschieden wirken. Die Lehre von den physiologisch-balanzierten Lösungen wird vielleicht imstande sein, die Erforschung dieser Gruppe von Chemomorphosen zu fördern. PETHY-

1) LIDFORSS, Studie öfver artbildningen inom släktet *Rubus* (Ark. f. Bot. 1905, **4**, Nr. 6).

2) JOST, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1913, 3. Aufl., 515; TISCHLER, Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen (Arch. f. Zellforschung 1908, **1**, 13, 114).

3) WEHMER, Übergang älterer Vegetationen von *Aspergillus fumigatus* in „Riesenzellen" unter Wirkung angehäufter Säure (Ber. d. D. bot. Ges. 1913, **31**, 257).

BRIDGE, GERNECK u. a. haben untersucht, bei welcher Mischung der Nährlösung die Zellwände der Endodermis und anderer Zellen sich am stärksten verdicken[1]). VAGELER[2]) konnte zeigen, daß verschiedenartige Mischung der Nährstoffe auf die histologische Zusammensetzung der Organe (vgl. o. S. 255) zu wirken vermag u. ähnl. m.

COMÈRE[3]) hat gefunden, daß in unvollständigen (N-freien) Nährlösungen die Zygosporen von *Cosmarium punctulatum* keine Stacheln entwickeln. Ich erwähne die auffällige Hypoplasie in diesem Zusammenhang, obwohl aus COMÈRES Befunden schwerlich auf die determinierende Wirkung irgendwelcher Stoffe oder Stoffgemische geschlossen werden kann.

In diesem Zusammenhang möchte ich auch der KLEBSschen Theorie gedenken, nach welcher das in den Zellen verwirklichte Verhältnis zwischen Mineralbestandteilen, insbesondere den N-Verbindungen, und den Assimilaten auf die Gestaltungsprozesse der Pflanze von großer Bedeutung sei und namentlich auch über das Zustandekommen von Blüten entscheide. Auch auf die Gewebebildung, die normale wie die abnorme, haben nach KLEBS diese Verhältnisse Einfluß: weitlumiges Frühholz bilden die Kambiumzellen im Frühjahr, d. h. zu der Zeit, zu welcher nach KLEBS Wasser und Nährsalze ihnen reichlich zugeführt werden. „Die jungen lebhaft wachsenden und atmenden Blätter sind bei der Steigerung des gesamten Stoffwechsels wesentlich beteiligt. Allmählich können sie auch lösliche C-Assimilate dem Kambium zuführen. Bei steigender Lichtmenge im Frühsommer nimmt die C-Assimilation der Laubblätter zu, es wird der große Überschuß von ihnen in die Rinde und dem Holz abgelagert. In dem Maße, wie die C-Assimilation überwiegt, müssen sich die Wachstumsbedingungen für das Kambium ändern, es bildet Holzelemente, die langsam den Charakter des Spätholzes annehmen. Schließlich wird die holzbildende Tätigkeit durch das Übermaß der Speicherung lahmgelegt"[4]). Mag die Theorie für die Histogenese derjenigen Hölzer, in welchen nur im Frühjahr weitlumige Elemente entstehen, diskutabel erscheinen, so vermag sie denjenigen gegenüber, in welchen sich während einer Vegetationsperiode der Rhythmus von weitlumigen (gefäßreichen) und englumigen (gefäßarmen) Schichten mehrere oder viele Male wiederholt ohne Zuhilfenahme von umständlichen Hilfshypothesen nichts zu erklären.

* * *

Großes Gewicht legt v. SCHRENK auf den Chemomorphosencharakter der von ihm erzeugten Gewebsneubildungen.

---

1) DASSONVILLE, Action des sels sur la forme et la structure des végétaux (Rev. gén. 1896, **8**, 284; 1898, **10**, 15); PETHYBRIDGE, Beiträge zur Kenntnis der Einwirkung anorganischer Salze usw. Dissertation, Göttingen 1899; GERNECK, Über die Bedeutung anorganischer Salze für die Entwicklung und den Bau der höheren Pflanzen. Dissertation, Göttingen 1902; dort weitere Literaturangaben; KISSEL, Der Bau des Gramineenhalmes unter dem Einflusse verschiedener Düngung. Dissertation, Gießen 1906; CZAPEK, Biochemie der Pflanzen 1913, 2. Aufl., **1**, 217.

2) VAGELER, Untersuchungen über den morphologischen Einfluß der Düngung auf die Kartoffel (Journ. f. Landwirtsch. 1907, **55**, 193).

3) COMÈRE, Variations morphologiques du *Cosmarium punctulatum* (Bull. soc. bot. France 1907, **54**, XLII).

4) KLEBS, Über das Treiben der einheimischen Bäume speziell der Buche (Abhandl. Heidelberger Akad. d. Wiss., mathem.-naturw. Kl. 1914, Abh. 3, 88, 89).

Besprüht man *Brassica oleracea* mit Kupfersalzlösungen — z. B. Kupferchlorid — so entstehen, wie v. SCHRENK gezeigt hat, an den von den giftigen Lösungen getroffenen Stellen „intumescences formed as a result of chemical stimulation“ [1]). Chemomorphosen dürfen aber in diesen Gebilden (vgl. Fig. 198)

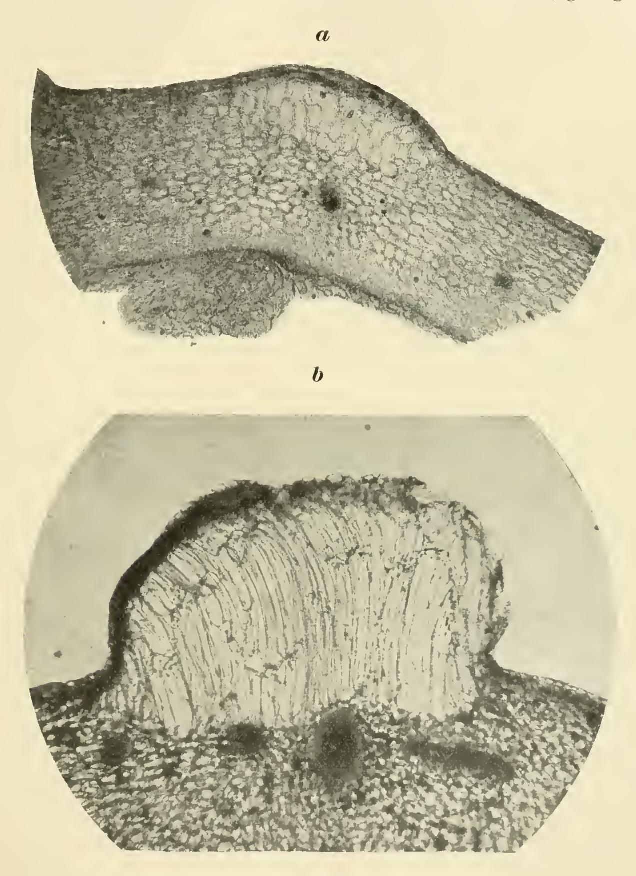


Fig. 198.
Kallusbildung nach Behandlung mit giftigen Lösungen. Auf den Blättern von *Brassica oleracea* haben sich an denjenigen Stellen, an welchen Tröpfchen einer Kupfersulfatlösung auf das Blatt niedergefallen waren und die obersten Gewebelagen zerstört haben, Kalluspolster gebildet: *a* und *b* verschiedene Stadien der Wucherungen [2]).

1) v. SCHRENK, Intumescences formed as a result of chemical stimulation (Missouri botan. garden 1905, 125).
2) Nach Präparaten des Herrn G. YAMADA.

keinesfalls gesehen werden. Wie ich gezeigt habe[1]), sind die von dem genannten Forscher erzeugten Wucherungen nichts anderes als Kallusgewebe, das an denjenigen Stellen in Form eng umgrenzter Polster sich entwickelt, an welchen durch Tötung der oberflächlichen Zellenschichten ein Trauma zustande gekommen ist. Die chemischen Qualitäten der von v. SCHRENK angewandten Stoffe haben auf die Qualität der wuchernden Gewebe keinen Einfluß; die von ihm beschriebenen Neubildungen unterscheiden sich in keinem Punkte von derjenigen, die man nach lokaler Verletzung (kleine Stichwunden mit Bürstenborsten) entstehen sieht, und sind durchaus mit denjenigen Wucherungen gleichzusetzen, die HABERLANDT nach Bepinselung der Blätter von *Conocephalus ovatus* mit Sublimatlösungen an denjenigen Stellen hervorwachsen sah, an welchen die Giftlösung die Hydathoden des Blattes zugrunde gerichtet hatte[2]). Wir kommen auf HABERLANDTS Beobachtungen noch in anderem Zusammenhange zurück.

Besonders oft hat der Wunsch, experimentell Gallen hervorzurufen, die Forscher veranlaßt, Stoffe der verschiedensten Art auf Pflanzen wirken zu lassen und die Versuchsobjekte auf gallenartige Neubildungen zu prüfen. Bisher haben sich auf diesem Wege niemals Bildungen erzielen lassen, die als Chemomorphosen mit Bestimmtheit anzusprechen gewesen wären[3]). Wir kommen bei Behandlung der Gallen noch einmal auf diese Fragestellung zurück.

b) Wirkungen unbekannter Stoffe, die von der Außenwelt geliefert werden.

Als Beispiele für Wirkungen dieser Art kommen sehr viele Gallen in Betracht.

Die Gallen stellen eine biologisch wohlgekennzeichnete Gruppe von Neubildungen dar (s. o. S. 149); ätiologisch betrachtet finden sich unter ihnen Gebilde der verschiedensten Art[4]).

---

1) KÜSTER, Histologische und experimentelle Untersuchungen über Intumeszenzen (Flora 1906, **96**, 527, 534). — In demselben Sinne hat sich auch MARX auf Grund ihrer Versuche mit Ammoniumkupfer ausgesprochen (Über Intumeszenzbildung an Laubblättern infolge von Giftwirkung. Österr. bot. Zeitschr. 1911, Nr. 2/3); die Verfasserin nennt die an den vergifteten Stellen entstehenden Wucherungen Intumeszenzen und teilt mit, daß sie nur bei hinreichend hohem Dampfgehalt der Luft entstehen. Daß zwischen Wundgeweben und Intumeszenzen auf Grund ihrer histologischen Charaktere nicht scharf zu unterscheiden sein kann, geht aus den früher gegebenen Schilderungen hervor. — Daß die von SCHILLING durch Paraffinbehandlung erzeugten Gewebeneubildungen (a. a. O. 1915, s. o. S. 35 Anm. 1) keine Chemomorphosen darstellen, ist von dem genannten Autor nachdrücklich hervorgehoben worden.

2) HABERLANDT, Über experimentelle Hervorrufung eines neuen Organs bei *Conocephalus ovatus* TRÉC. (Festschr. f. SCHWENDENER 1899, 104).

3) In einer (im Original mir nicht zugänglichen) Arbeit hat NĚMEC (Über Pflanzengeschwülste und ihre Beziehung zu den tierischen, Lékařské Roshledy, Abt. Immun. u. Serol. 1913, 481; vgl. Bot. Zentralbl. 1913, **123**, 409) mitgeteilt, daß es ihm gelungen sei, durch Behandlung mit Fettsäuren sogar „kleine prosoplasmatische Geschwülste" zu erzeugen. Die Beurteilung seiner Ergebnisse muß bis zum Erscheinen einer ausführlichen Veröffentlichung verspart bleiben. — Über die Erzeugung abnormer Gewebewucherungen an tierischen Substraten durch chemische Reizung vgl. z. B. FISCHER, B., Die experimentelle Erzeugung atypischer Epithelwucherungen usw. (Münch. mediz. Wochenschr. 1906, Nr. 42).

4) KÜSTER, Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911, 249 ff.

So lange, wie überhaupt nach den Ursachen der Gallenbildung gefragt und geforscht worden ist, hat man die Entstehung der Gallen mit chemischen Stoffen, die der gallenerzeugende Parasit liefert, in Verbindung zu bringen versucht[1]).

Dem gegenüber ist zu betonen, daß bei sehr vielen Gallen zu einer solchen Annahme nicht die geringste Nötigung vorliegt; das gilt vor allem für die organoiden Gallen, deren Formen auch durch traumatische Störungen oder durch Anomalien in der Ernährung experimentell mehr oder minder leicht hervorgerufen werden können, ohne daß es dazu besonderer, von fremden Organismen gelieferter Stoffe bedürfte[2]).

Bei der kausalen Erklärung der organoiden Gallen werden somit dieselben Faktoren in Rechnung zu ziehen sein, durch welche die ihnen ähnlichen oder gleichen organoiden Mißbildungen nichtparasitären Ursprungs hervorgerufen werden, und für deren kausale Erklärung keinesfalls spezifische chemische Beeinflussungen durch die Außenwelt in Betracht kommen.

Anders steht es mit denjenigen Gallen, die wir oben als prosoplasmatische bezeichnet haben. Die Mannigfaltigkeit und die Eigenart ihrer Formen und Strukturen, die Konstanz der Eigenschaften, welche die von dem nämlichen Parasiten erzeugten Gallenindividuen aufweisen, und viele andere Beobachtungen lassen sich zurzeit durch keine Annahme besser erklären als durch die, daß die Parasiten durch spezifische Stoffe auf das lebende Zellenmaterial ihres Wirtes wirken, und daß die Qualität der an den Pflanzen beobachteten Reizreaktionen und die große Mannigfaltigkeit der — selbst an derselben Wirtsspezies entstehenden — Zezidien durch die unterschiedlichen Eigenschaften der von den Parasiten produzierten Stoffe bestimmt werden.

Wenn die prosoplasmatischen Gallen an dieser Stelle unter den Chemomorphosen behandelt werden, so geschieht das nicht auf Grund irgendwelcher experimenteller Nachweise; alle Bemühungen, künstlich durch Zuführung irgendwelcher Stoffe an Pflanzen Gallen oder gallenähnliche Bildungen hervorzurufen, sind bisher gänzlich fehlgeschlagen. Vielmehr soll damit nur ausgedrückt werden, daß nach dem jetzigen Stand unseres Wissens von der Gallengenese die chemische Theorie vielen Gallenformen gegenüber diejenige ist, für welche die meisten Argumente sprechen. Gleichzeitig muß hervorgehoben werden, daß selbst bei eben jenen die chemische Theorie nicht alle histogenetischen Teilprozesse des Gallenwerdegangs erklären soll, daß sich vielmehr mit Erscheinungen, die z. B. ätiologisch durch den der Gallenbildung[3]) vorausgehenden Verwundungsreiz bereits befriedigend erklärt werden, diejenigen kombinieren, welche nach Ansicht des Verfassers die Annahme chemischer Reize fordern.

Hierbei muß es vorläufig durchaus unentschieden bleiben, ob wir uns die wirksamen Stoffe enzymartig vorstellen[4]), oder welche chemischen

1) Malpighi, Anatome plantarum 1675, 1679; Literaturangaben über die Ätiologie der Gallen z. B. bei Küster, a. a. O. 1911 und Winkler, Untersuchungen über Pfropfbastarde 1912, **1**, 76 ff.

2) Vgl. Küster, Über organoide Gallen (Biol. Zentralbl. 1910, **30**, 116).

3) Vgl. besonders Magnus, W., Die Entstehung der Pflanzengallen verursacht durch Hymenopteren. Jena 1914. — Über die Gallen als Traumatomorphosen vgl. Küster, a. a. O. 1911, 264 ff.

4) Beyerinck (Über das Zezidium von *Nematus capreae* auf *Salix amygdalina*. Bot. Zeitg. 1888, **46**, Abt. I, 1) spricht von Wuchsenzymen; den Gedanken, daß es sich um Fermente handeln könnte, hat neuerdings Molliard (Rech. physiol. sur les galles. Rev. gén. de bot. 1913, **25**, 225) eingehend diskutiert.

Charaktere überhaupt wir bei ihnen vermuten sollen — und ferner, wie man sich die Wirkung der Stoffe auf das Protoplasma der von ihnen betroffenen Zellen zu denken hat. Die chemische Theorie der Gallengenese nimmt zunächst nur an, daß spezifische von den Parasiten gelieferte Stoffe die Ausbildung der spezifischen Charaktere der Gallen bewirken[1]).

Jede Wachstums-, Gestaltungs- und Differenzierungsanomalie ist nicht anders denn als Reaktion der Pflanze auf eine Stoffwechselanomalie, eine „Ernährungsstörung" der Zellen im weitesten Sinne des Wortes verständlich. Die prosoplasmatischen Gallen und alle Anomalien, die als Chemomorphosen erklärt werden sollen, setzen derartige (zunächst nicht näher analysierbare) Störungen voraus, die durch irgendwelche von außen zugeführte fremde Stoffe bewirkt werden. Daß die chemischen Charaktere der Stoffe auf die Art der durch sie bedingten Stoffwechselstörungen maßgebenden Einfluß haben können, ist eine Annahme, die keine Schwierigkeiten machen dürfte, und durch die uns die erstaunliche Mannigfaltigkeit der auf einheitlichem Substrat erzeugten Gallen verständlich gemacht wird.

Die wichtigsten Beobachtungen und Erwägungen, welche für die chemische Theorie der Genese vieler Gallen, insbesondere der prosoplasmatischen, sprechen, sind vor allem folgende.

Beyerinck[2]) hat festgestellt, daß die weidenbewohnenden Pontanien (Tenthrediniden) zusammen mit dem Ei ein Tröpfchen Sekret in die Wunde gelangen lassen, die die Gallenmutter dem Blatte des Gallenwirts beibringt. Unterbleibt die Eiablage, so erweist sich der von dem Tier eingebrachte Sekrettropfen bereits imstande, Gallenbildung anzuregen; die eilosen Gallen unterscheiden sich von den normalen eiführenden nur durch ihre geringe Größe. So lange es nicht gelingt, *Pontania*-Gallen bzw. ihnen ähnliche Gebilde durch Verwundungsreize irgendwelcher Art an *Salix*-Blättern hervorzurufen — alle Bemühungen, die hierauf verwandt worden sind, waren bisher resultatlos — bleibt nichts anderes übrig, als in dem von dem Gallentier gelieferten Stoffe das entscheidend wirksame Agens zu suchen. In demselben Sinne wird die andere Beobachtung Beyerincks zu deuten sein, daß an den Weidenblättern auch nach Abtötung der eingebrachten *Pontania*-Eier an den Infektionsstellen kleine Gallen entstehen können[3]).

---

1) Auf eine Reihe von Modifikationen, welcher die chemische Theorie besonderen Gallbildungen gegenüber vielleicht bedarf, macht Winkler, a. a. O. 1912, 86 aufmerksam. Vgl. auch W. Magnus (a. a. O. 1914), welcher bei der Erklärung der Zezidogenese auf die zwischen den Zellen des Gallenwirt und des Parasiten bestehenden Wechselwirkungen — die ihrerseits ebenfalls chemischer Natur sein dürften und mit den spezifischen Eigentümlichkeiten im Chemismus der verschiedenen Zezidozoen wechseln — besonderes Gewicht legt.

2) Beyerinck, a. a. O. 1888. — W. Magnus (a. a. O. 1914, 62) hat neuerdings Beyerincks Beobachtungen bestätigen können.

3) Auch für Gallen anderer Art ist ermittelt worden, daß Auswanderung, gewaltsame Entfernung oder Tod der Zezidozoons die weitere Entwicklung und Fertigstellung der Galle sistieren (Küster, a. a. O. 1911, 314). Als Analogon aus der Entwicklungsmechanik der Tiere darf vielleicht die von Le Cron ermittelte Tatsache betrachtet werden, daß bei *Amblystoma* die Linsenregeneration nur bei Berührung mit Augenblase und Augenbecher fortschreitet (Experiments on the origin and differentiation of the lens in *Amblystoma*. Americ. Journ. of anat. 1906–07, **6**, 245). In beiden Fällen dürfte es am nächsten liegen, chemische Wirkungen in der Beeinflussung des wachsenden Gebildes durch das in Kontakt mit ihm stehendezu vermuten.

Entschließen wir uns dazu, die Wirkung spezifischer Stoffe, die das Muttertier, das Ei oder der junge Gallenbewohner liefert, auch bei der Entstehung prosoplasmatischer Gallen anderer Art vorauszusetzen, so gewinnen wir die Möglichkeit, die bekannte Mannigfaltigkeit der an dem nämlichen Gallenwirt entstehenden Zezidien durch eine entsprechende Mannigfaltigkeit in der Beschaffenheit der zezidogenen Stoffe und ihrer Wirkungen auf das lebende Gallenwirtsplasma uns verständlich zu machen.

Viele Einzelheiten aus der Histogenese der Gallen lassen sich durch die Annahme erklären, daß die wirksamen hypothetischen Stoffe von der Infektionsstelle aus sich verbreiten.

Namentlich bei den jugendlichen Stadien vieler Gallen ist deutlich erkennbar, daß an der Infektionsstelle selbst die Wachstumsreaktionen des Gallenwirts gering bleiben, daß in größerem Abstand davon kräftigeres Wachstum eintritt, und in noch größerem die Intensität der Zellenproduktion wieder abnimmt. Der Querschnitt durch jugendliche Umwallungsgallen gibt mit seinem Umrisse gleichsam ein Kurvenbild, das die Intensität der Zellenproliferation in verschiedenen Abständen von der Infektionsstelle veranschaulicht (s. o. S. 165, Fig. 90, 95, 125).

An der Linde beobachten wir, daß bei der Bildung des von *Eriophyes tiliae* erzeugten Erineum nicht nur die von den Milben besiedelten Unterseite der Blätter, sondern auch die entsprechenden Areale der Oberseite zur Haarbildung angeregt werden (vgl. Fig. 116). An manchen Bäumen und an manchen Fundplätzen ist diese Verdoppelung des Haarrasens eine bei sämtlichen Infektionsstellen sich wiederholende Erscheinung, während an anderen Fundorten man nach ihr völlig vergebens sucht. Oftmals sind die an der Oberseite der Blätter auftretenden Haare merklich kleiner als die der Infektionsstelle selbst entsprossenen. Die Tatsache, daß auch die Zellen der nicht unmittelbar affizierten Blattoberseite Haare liefern, lehrt, daß der von den Parasiten ausgehende Reiz durch die ganze Dicke der Blattes sich zu verbreiten vermag[1]). Offenbar kann es die Masse des Blattes in beiden Richtungen gleich gut durchwandern; denn wenn gelegentlich die Oberseite der Wirtsblätter von den Gallmilben infiziert wird, so erfolgt die geschilderte Bildung eines zweiten Haarrasens auf der Unterseite. Dieselbe Erscheinung tritt auch an anderen Wirtspflanzen auf (z. B. an *Rubus Grembii*[2]). Auch sie wird am besten verständlich bei der Annahme eines von den Parasiten gelieferten Giftstoffes, der von Zelle zu Zelle zu wandern vermag, und der nur die Epidermiszellen zu den bekannten charakteristischen Wachstumsleistungen anzuregen imstande ist[3]).

Solche „Fernwirkungen" der zezidogenen Stoffe, durch welche Zellen, die in ansehnlichem Abstande von den Infektionsstellen liegen, nicht nur zu Wachstumsreaktionen, sondern zu ganz spezifischen, für die betreffende Gallenform charakteristischen Wachstums-, Gestaltungs- und Differenzierungsleistungen angeregt werden, sind bei den Gallen außerordentlich weit verbreitet und gestatten die Annahme, daß die hypothetischen zezidogenen

---

1) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 297.

2) Löw, Über neue und schon bekannte Phytoptozezidien (Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien 1885, **35**, 451, 453); KÜSTER, a. a. O. 1911, 288.

3) Über das unterschiedliche Verhalten verschiedener tierischer Gewebe gegenüber chemischen Reizen geben z. B. WAELSCH' Versuche an Hühnerembryonen Aufschluß (s. o. S. 351 Anm. 1).

Substanzen wasserlöslich und von Zelle zu Zelle zu wandern imstande sind[1]).

Der Wunsch, auf experimentellem Wege die Zezidogenese klären zu helfen, hat bereits viele Forscher veranlaßt, Lösungen von Stoffen der verschiedensten Art in Pflanzenorgane zu injizieren; die Hoffnung, nach diesem Verfahren gallenähnliche Gebilde entstehen zu sehen, sind bisher sämtlich fehlgeschlagen[2]), auch dann, wenn von den gallenerzeugenden Parasiten selbst auf irgendeinem Wege Stoffe entnommen wurden, ließen sich keine positiven Ergebnisse erzielen[3]). BEYERINCK bediente sich des Giftblaseninhaltes lebender Tenthrediniden und injizierte ihn in die Gallenwirte, deren Gewebe, wie wir vorhin hörten, auf die Beimpfung mit demselben Sekret durch das Gallenmuttertier selbst auch dann zur Gallenbildung angeregt wird, wenn kein Ei in die Pflanze geschoben wird; selbst diese Versuche waren ergebnislos[4]). MOLLIARD gelang es neuerdings, durch Behandlung der Leguminosenwurzeln mit den Stoffwechselprodukten des *Rhizobium radicicola* die Pflanzenorgane zur Hyperplasie anzuregen[5]); als

---

1) KÜSTER, a. a. O. 1911, 284. Vgl. auch JOST, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl. 1913, 437; WINKLER, a. a. O. 1912, 84 ff. — W. MAGNUS (a. a. O. 1914) hat für Hymenopterengallen, die nach BEYERINCK (Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Zynipidengallen. Amsterdam 1888) ohne Verwundung des Wirtsorganes zustande kommen sollten, nachweisen können, daß auch ihrer Entstehung eine Verwundung vorausgeht. So wichtig dieser Nachweis auch sein mag, so hat er auf die Erklärung der Zezidogenese durch spezifische, vom Parasiten gelieferte und der Gewebe des Gallenwirtes von Zelle zu Zelle durchwandernder Stoffe m. E. keinen so großen Einfluß, wie W. MAGNUS anzunehmen scheint. Auch bei denjenigen Gallen, deren Bildung die von W. MAGNUS beschriebene Verwundung vorausgeht, geht die Masse des Gallengewebes nicht aus den verwundeten, sondern den unverwundeten Nachbarzellen hervor; diejenigen, welche sich der chemischen Theorie der Gallenentstehung anschließen, werden annehmen, daß durch einwandernde Stoffe die unverwundeten Zellen zu ihren spezifischen, die prosoplasmatischen Gallen kennzeichnenden Wachstumsleistungen angeregt werden. Daß die hypothetischen Stoffe auch auf dem Wege der Plasmodesmen, auf deren Beteiligung W. MAGNUS besonders aufmerksam macht, oder sogar ausschließlich durch diese die trennenden Zellwände durchdringen, entkräftet die Annahme von der Diffusionsfähigkeit jener Stoffe nicht. — Etwas anders liegen die Verhältnisse nach W. MAGNUS (a. a. O. 136) bei den Mykozezidien, bei welchen der Pilz oft nur von den Interzellularen aus, in allen Fällen aber nur durch seine Zellhaut hindurch die Wirtszelle beeinflussen kann. Diese Scheidung zwischen der Ätiologie der Zoozezidien und der der Mykozezidien ist meines Erachtens zum mindesten überflüssig. Die Tatsache, daß die Pilzgallen sehr oft nur undifferenzierte Gewebemassen darstellen, kann durch die Wirkung der das Wirtsplasma vom Parasitenplasma trennenden Zellwand schon deswegen nicht erklärt werden, weil es auch Mykozezidien von durchaus prosoplasmatischer Gewebedifferenzierung gibt (KÜSTER, a. a. O. 1911, 192; s. o. S. 284, Anm. 2).

2) Vgl. z. B. KNY, Über künstliche Verdoppelung des Leitbündelkreises im Stamme der Dikotylen (Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin 1877, 189); KÜSTENMACHER, Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildungen usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, **26**, 82). Vgl. auch das oben S. 374 in Anm. 4 Gesagte.

3) STRASBURGER, Versuche mit diozischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung (Biol. Zentralbl. 1900, **22**, 657, 722); MAGNUS, W., Experimentell-morphologische Untersuchungen (Ber. d. D. bot. Ges. 1903, **21**, 129).

4) BEYERINCK, a. a. O. 1888.

5) MOLLIARD, Action hypertrophiante des produits élaborés par le *Rhizobium radicicola* BEYR. (C. R. Acad. Sc. Paris 1912, **155**, 1531); Recherches physiologiques sur les galles (Rev. gén. de bot. 1913, **25**, 225); die Produkte des *Rhizobium* sind keine prosoplasmatischen Gallen und mit ihren wenig charakteristischen Strukturverhältnisse den durch nichtparasitäre Einflüsse hervorgerufenen Gewebeanomalien — auch den nach Verwundung entstehenden — mehr oder minder ähnlich. MOLLIARD teilt mit,

„künstliche“ Gallen oder auch nur als gallenähnlich wage ich aber die von ihm beschriebenen Strukturanomalien nicht zu bezeichnen, so daß auch seine Resultate an dem bisherigen Stand der Frage nach meiner Meinung nichts zu ändern vermögen. —

Alle Bemühungen, Gallen künstlich hervorzurufen, sind bisher gescheitert: wenigstens gilt dieser Satz ohne Einschränkung für die uns hier in erster Linie interessierenden prosoplasmatischen Gallen. Daß durch andere Eingriffe, die nichts mit Zuführung fremder chemischer Agentien zu tun haben, an vielen Wirtspflanzen und ohne besondere Schwierigkeiten Gebilde hervorgerufen werden können, welche den organoiden Gallen in allen wesentlichen Punkten ähnlich sind, ja sogar ihnen bis zum Verwechseln gleichen, war schon zu erwähnen. Auch viele histioide kataplasmatische Gallen lassen sich experimentell „nachahmen“, — ich meine diejenigen, welche die Qualitäten der Wundgewebe haben.

c) Wirkungen unbekannter von den Organismen selbst gelieferter Stoffe.

Vermutlich werden überall, wo Pflanzenzellen und -organe in lebhaftem Wachstum begriffen sind, neben den bekannten Hauptprodukten der Atmung noch andere Stoffwechselprodukte ausgeschieden, die entweder an die Außenwelt abgegeben werden oder im Organismus selbst bleiben. Über die chemischen Qualitäten dieser Stoffwechselprodukte ist so gut wie nichts bekannt; wohl aber wissen wir, daß unter ihnen sich Stoffe befinden, welche auf den Fortgang der Entwicklung des betreffenden Organismus nicht geringen Einfluß haben[1]). Für die entwicklungsmechanische Erforschung der Organismen werden sie durch ihre gestalstaltenden Wirkungen bedeutungsvoll.

Am leichtesten ist die gestaltende Wirkung der von den Zellen gelieferten Stoffwechselprodukte bei vielen Mikroorganismen zu kontrollieren: in „alternden“ Kulturen vieler Bakterien u. a. treten die als Involutionsformen bekannten degenerativen Mißgestalten auf, deren Entstehung auf die Wirkung der von den Organismen selbst gelieferten, im Nährboden sich anhäufenden Stoffwechselprodukte zurückzuführen ist; in vielen anderen Fällen sehen wir die Bakterien durch gleiche Einflüsse zur Sporenbildung gebracht werden.

Es ist keineswegs unwahrscheinlich, daß auch von den höheren Pflanzen Stoffwechselprodukte geliefert und ausgeschieden werden, welche pathologische Wachstumsreaktionen an den die Stoffe produzierenden Lebewesen hervorrufen können.

Wichtiger und durch große Mannigfaltigkeit ausgezeichnet sind diejenigen Fälle, in welchen die von dem Organismus und seinen Teilen gelieferten Stoffe in diesem verbleiben („innere“ Sekretion), und verschiedene Teile eines Organismus auf chemischem Wege, d. h. durch

---

daß die radiale Streckung der Rindenzellen, die durch die Anwendung der filtrierten Kulturflüssigkeiten veranlaßt wird, auf thermolabile Stoffe zurückzuführen ist; sie unterbleibt bei Verwendung abgekochter Flüssigkeit. — Es ist anzunehmen, daß auch die Stoffwechselprodukte mancher anderen Mikroorganismen dieselbe Wirkung auf die Wurzeln der Leguminosen haben.

1) Vgl. KÜSTER, Über chemische Beeinflussung der Organismen durcheinander (ROUX' Vorträge und Aufsätze über die Entwicklungsmechanik 1909, **6**).

Produktion spezifischer Stoffe oder Stoffgemische sich zu beeinflussen imstande sind.

In der Tierphysiologie hat man die als Vermittler chemischer Korrelationen wirkenden Stoffe als Hormone bezeichnet. Hormone sind unzweifelhaft auch bei der normalen und pathologischen Ontogenese des Pflanzenkörpers von großer Bedeutung[1]). Wir werden bei Beurteilung der chemischen Korrelationen nach quantitativen und qualitativen gestaltenden Wirkungen zu suchen haben. Bei einem Vergleich der im Tier- und Pflanzenkörper für die Hormone realisierten Wirkungsmöglichkeiten wird zu beachten sein, daß in jenem die Blutbahnen eine Verbreitung der Hormone im ganzen Organismus herbeiführen, während im Pflanzenkörper die Verbreitung erheblich langsamer vor sich geht; es darf demnach erwartet werden, daß im Pflanzenkörper die Hormone auch orstbestimmende Wirkungen werden entwickeln können.

Um anzudeuten, daß in vielen der nachfolgend erörterten Fällen die chemischen Wirkungen allem Anschein nach in einer Beeinflussung der Ernährung bestehen, werde ich mir gestatten, von chemischen oder trophischen Korrelationen oder von Trophomorphosen zu sprechen.

* * *

Trophische Korrelationen bestehen zwischen den Teilen einer Zelle ebensogut wie zwischen den Organen eines Pflanzenkörpers oder den Geweben eines Organes. Wir wollen zunächst die Beziehungen erörtern, welche die Teile einer Zelle untereinander unterhalten, und dann die Behandlung der Gewebe folgen lassen.

aa) Wirkungen innerhalb der Zelle.

Zwischen Kern und Zytoplasma bestehen unzweifelhaft mannigfaltige Beziehungen, die auf die Gestaltungs- und Differenzierungstätigkeit der Zelle Einfluß haben. Die Theorie der Kernplasmarelation[2]) nimmt an, daß der Quotient zwischen Kern und Zytoplasmamasse auf die an der Zelle sich abspielenden Wachstumsveränderungen bedeutungsvollen Einfluß hat, und die Wachstumsvorgänge im allgemeinen jenen Quotienten konstant erhalten oder allzu große Schwankungen in seinem Wert verhindern.

---

1) Über die Wirkung der Hormone in der normalen Ontogenese vgl. SACHS, Stoff und Form der Pflanzenorgane (Arbeiten bot. Inst. Würzburg, **2**, 452). Experimentelle Erforschung pflanzlicher Hormone erreichte FITTING (Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. Zeitschr. f. Bot. 1909, **1**, 1; Entwicklungsphysiologische Probleme der Fruchtbildung. Biol. Zentralbl. 1909, **29**, 193, 225). Den Versuch, abnorme Gestaltungsvorgänge auf die Wirkung von Hormonen zurückzuführen, scheint ERRERA zuerst gemacht zu haben (Conflits de préséance et excitations inhibitoires chez les vég. Bull. soc. roy. bot. Belgique 1904, **42**, 1. partie, 27).

2) HERTWIG, A., Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die sexuelle Differenzierung (Biol. Zentralbl. 1903, **23**, 56); Über neue Probleme der Zellenlehre (Arch. f. Zellforschung 1908, **1**, 1). Weitere Literatur z. B. bei ERDMANN, RH., Experimentelle Untersuchungen der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen usw. (Arch. f. Zellforschung 1909, **2**, 76). — Aus der botanischen Literatur vgl. namentlich STRASBURGER, Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße (Histol. Beitr. 1893, **5**); Die Ontogenie der Zelle seit 1875 (Progr. rei bot. 1907, **1**, 1, 90).

Die Bedeutung der Kernplasmarelation für die Pathologie der Pflanzenzelle erhellt aus gelegentlichen Funden in der Natur, die den Zusammenhang zwischen großen Kernen und besonders reichlichen Plasmaportionen demonstrieren[1]). Auf experimentellem Wege hat GERASSIMOFF die Bedeutung der Kerngröße bzw. der Kernmasse für das Wachstum der Zelle durch die schon früher (s. o. S. 253) erwähnten Versuche dargetan: Vermehrung der in einer Zelle liegenden Kernmasse führt zur Produktion abnorm großer Zellen (vgl. Fig. 157). NĚMEC fand, daß in chloralisierten Wurzeln von *Vicia faba* neben Zellen mit normal diploidem Chromosomengehalt solche mit didiploiden, tetradiploiden und noch chromosomenreicheren Kernen gefunden werden; je größer der Gehalt der Zellen an Kernmasse, um so größer wird ihr Volumen (vgl. Fig. 199)[2]).

Derselbe Forscher beobachtete, daß didiploide Wurzelhaare ein weiteres Lumen haben als normaldiploide[3]).

Fig. 199.
Kernplasmarelation. Längsschnitt aus chloralisierten Wurzeln von *Vicia faba*; bei *a* normal diploide Zellen, bei *b* eine didiploide, bei *c* zwei tetradiploide Zellen, bei *d* eine vermutlich oktodiploide Zelle. Nach NĚMEC.

NĚMEC hat versucht, die Bildung abnorm großer Zellen an Wundrändern mit der Wirkung erhöhter Kernmasse auf das Zellenwachstum zu erklären. An Quetschwunden, die NĚMEC den Wurzeln von *Pisum sativum* beibrachte, waren 2 Tage nach der Operation neben kleinen Zellen erheblich vergrößerte zu finden; NĚMEC nimmt an, daß diese zu abnorm hohem Kerngehalt gekommen sind — sei es durch Kernteilung ohne nachfolgende Querwandbildung, sei es durch Kernübertritt von benachbarten Zellen her[4]).

Die Zellen der von MARCHAL künstlich erzeugten Moosrassen mit verdoppelter Chromosomenzahl bestanden aus größeren Zellen als die entsprechenden Rassen mit normalem Chromosomenbestand.

---

1) Vgl. z. B. TISCHLER, Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen *Bryonia*-Bastard (Ber. d. D. bot. Ges. 1906, **24**, 87; Beobachtungen an Pollenmutterzellen ungleicher Größe); WISSELINGH, Über den Ring und die Zellwand bei *Oedogonium* (Beih. z. bot. Zentralbl. 1908, Abt. I, **23**, 157, 177; abnorm große *Oedogonium*-Zellen mit abnorm großen Zellkernen) u. ähnl. m.

2) NĚMEC, Das Problem der Befruchtungsvorgänge 1910, 59.

3) NĚMEC, a. a. O. 1910, 235 ff., Fig. 106, 107. Vgl. auch NĚMEC, Studien über die Regeneration 1905, 200 ff. Wie ich glaube, schlägt NĚMEC die Bedeutung der Mehrkernigkeit und vegetativen Kernfusion für das Zustandekommen abnorm großer Zellen allzu hoch an.

4) NĚMEC, a. a. O. 1910, 72.

MARCHALS Ergebnisse an *Phascum cuspidatum*[1]) lassen gleichzeitig an die Möglichkeit denken, daß Änderungen im Chromosomengehalt der Zellen nicht nur quantitative, sondern auch qualitative Anomalien veranlassen können; das genannte Moos wich nach MARCHAL in seiner chromosomenreichen Rasse sehr auffällig von der normalen ab[2]).

bb) Wirkungen der Gewebe und Organe aufeinander.

Von den experimentell arbeitenden Morphologen hat SACHS auf Grund von Experimenten als erster versucht, bestimmte Gestaltungsvorgänge als Reaktionen der Pflanzen auf die Einwirkung bestimmter Stoffe zu verstehen, über deren chemische Qualitäten allerdings nichts Näheres bekannt ist, und über deren Ursprung wir nur wissen, daß sie von der Pflanze selbst gebildet werden.

Es läge hiernach nahe, auch die verschiedenen histogenetischen Prozesse, zu welchen wir bestimmte Zellen oder Zellengruppen befähigt sehen, in kausaler Abhängigkeit von nicht näher bekannten chemischen Agentien zu vermuten und das differente Schicksal, welches benachbarte Gewebeschichten eines Organs unter normalen und unter abnormen Entwicklungsbedingungen erfahren, mit der Verteilung gestaltend wirkender Stoffe im Pflanzenkörper in kausalen Zusammenhang zu bringen.

Wir sind noch weit entfernt von der Einsicht, welche von den die differente Ausbildung der verschiedenen Gewebeformen determinierender Korrelationen als chemische bezeichnet werden dürfen. Immerhin darf eine Beeinflussung histogenetischer Prozesse durch chemische Agentien, die im Körper der Pflanze selbst entstanden sind, als sicher betrachtet werden. HABERLANDT hat durch eine Reihe von Versuchen den Einfluß chemischer von der Pflanze selbst gelieferter Stoffe auf histogenetische Prozesse klargelegt. HABERLANDT hat darauf aufmerksam gemacht, daß isolierte Gewebeplättchen aus dem Mark der Kartoffelknollen nur dann Zellenteilungen zu erfahren pflegen, wenn die Plättchen irgendein Leitbündelfragment oder wenigstens Siebröhren mit den Geleitzellen enthalten[3]). Ähnlich wie die Zellen des Kartoffelknollenmarks verhalten sich die des Stengels von *Sedum spectabile* und verschiedener anderer Objekte[4]). Sehr lehrreich sind diejenigen Versuche HABERLANDTS, bei welchen es gelang, die Zellen bündelfreier Gewebeplatten durch Auflegen bündelenthaltender zu Zellenteilungen zu bringen; die Versuche gelingen auch dann, wenn zwischen den beiden Gewebeplatten eine dünne Schicht Agar-Agar sich befindet. Offenbar gelangen von dem bündelhaltigen Gewebeplättchen, d. h. von seinen Leptomanteilen hinreichende Mengen eines nicht näher bekannten „Zellteilungsstoffes“ durch die Agarschicht in die bündelfreien Gewebelagen, in welchen sie die Zellen zur Teilung anregen.

Verschiedene Gewebe des nämlichen Organs verhalten sich diesem Stoffe gegenüber nicht gleich: Gewebeplatten aus der Rinde der Kartoffelknolle bedürfen, wie HABERLANDT gezeigt hat, der Leitbündel nicht in so hohem Maße wie die Markschnitte, doch ist der begünstigende Einfluß des Leptoms auch bei den Rindenschnitten deutlich erkennbar.

---

1) MARCHAL, a. a. O. 1911 (s. o. S. 326).
2) Vgl. das über BOVERIS Theorie Gesagte (oben S. 333, Anm. 1).
3) HABERLANDT, Zur Physiologie der Zellteilung (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin 1913, Nr. XVI).
4) HABERLANDT, Zur Physiologie der Zellteilung (ibid. 1914, Nr. XLVI).

Über die chemischen Qualitäten des wirksamen Stoffes läßt sich zurzeit nichts ausmachen[1]); seine Wirkung ist offenbar nur eine auslösende oder eine beschleunigende (katalytische). —

Wie von lebendigen und wachsenden Zellen, können wirksame Stoffe auch von toten oder absterbenden Zellen geliefert werden.

Daß bei der Nekrose von Zellen oder Zellengruppen sehr mannigfaltige chemische Umsetzungen stattfinden können, findet in dem Verhalten der Membranen toter Zellen und in vielen anderen Symptomen (s. o. S. 308) seinen mikroskopisch ohne weiteres leicht erkennbaren Ausdruck. Manche der dabei entstehenden Stoffe möchte ich mit der Entstehung und Ausbildung gewisser Formen der Wundgewebe in ursächlichen Zusammenhang bringen. Vor allem kommt dabei die Bildung des Wundkorkes in Betracht, der rings um nekrotische Herde im Innern der Pflanzenorgane oder unter den durch Trauma bloßgelegten, toten Zellen sich bildet[2]), während bei schizogenen Lückenbildungen, bei welchen kein Zellentod und kein nekrotischer Zerfall des Zelleninneren erfolgen, Korkbildung nicht beobachtet wird. NORDHAUSEN[3]) beobachtet, daß Stich- und Schnittwunden leichter verheilen als Brand- und Ätzwunden und bringt das unterschiedliche Verhalten mit dem Umfang der abgestorbenen Gewebsanteile und den von ihnen stammenden Zersetzungsprodukten in Zusammenhang.

Tritt nach Nekrose in der lebenden Nachbarschaft Wundkorkbildung ein, so wird ein Einfluß der chemischen Qualität und des histologischen Charakters der abgestorbenen Elemente auf den Prozeß der Korkbildung und die Qualitäten der entstehenden Korkzellen nicht erkennbar.

Auch bei der Bildung des Kallus und des Wundholzes spielen vielleicht die an den Wundflächen entstandenen Stoffe eine Rolle. —

Die unvollkommene Entwicklung der Chlorophyllkörner im Kallusgewebe, in unterirdischen metaplastisch ergrünenden Organen (s. o.) u. ähnl. möchte ich ebenfalls auf die Wirkung der von den Geweben selbst produzierten Stoffe zurückführen und in analoger Weise das Zustandekommen „apochlorotischer“ Diatomeen usw. in organischen Nährsubstraten erklären.

Über die infektiöse Panaschierung und ihre Ursachen war oben (S. 24) schon zu sprechen.

* * *

Mit einer großen Zahl weiterer Trophomorphosen machen wir mit Hilfe derjenigen Methoden Bekanntschaft, die bereits in der Hand der experimentell arbeitenden Morphologen fruchtbar geworden sind.

Die Mittel, durch welche es dem Forscher möglich wird, die zwischen den Teilen eines Ganzen bestehenden Korrelationen in ihrem Zusammenhang zu stören und ihre Wirkungen auf die Gestaltungstätigkeit der Pflanzen zu ermitteln, haben wir bereits oben kennen gelernt.

Zunächst spielen auch bei Untersuchung abnormer Gewebebildung Zerstückelung und Verstümmelung eines Organismus und die Beobachtung isolierter Organe eine große Rolle.

---

1) Vgl. auch MAGNUS, W., Entstehung der Pflanzengallen usw. 1914, 145 und HABERLANDT, a. a. O. 1914, 1110.

2) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 281. — Der Sauerstoff, dessen Bedeutung für die Wundkorkbildung oben auseinander zu setzen war, ist vielleicht für die Entstehung der wirksamen chemischen Stoffe von besonderer Wichtigkeit.

3) NORDHAUSEN, Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, **44**, 557, 599).

Isolierte Blätter vieler Pflanzen kann man, wie aus der Praxis der Gärtner längst bekannt ist, unter geeigneten Bedingungen sehr lange am Leben erhalten, ja es gelingt sogar ihre Lebensdauer über die Grenze hinaus zu verlängern, die ihnen im normalen Zusammenhang erreichbar gewesen wäre.

Die anatomischen Veränderungen, die an isolierten Blättern wahrnehmbar werden können, sind oft beträchtlich[1]); sie betreffen einerseits das Mesophyll, dessen Zellen starkes Wachstum, ja sogar Teilungen erfahren, andererseits die Leitbündel, die zur Produktion sekundärer Gewebe angeregt werden können: MER sah abgeschnittene Blätter von *Hedera helix* sich bewurzeln und jahrelang am Leben bleiben; in ihren Stielen vereinigten sich die ursprünglich isolierten Gefäßbündel durch sekundäre Gewebe zu einem einheitlichen Strang. Blattstiele von *Achyranthes Verschaffeltii* nehmen nach Isolierung durch Bildung sekundärer Gewebe und Schließung des Holzkörpers geradezu Stammstruktur an (LÖHR) usw.

Ähnliche Wirkungen wie die Isolierung hat die Ringelung, durch welche die Verbindung der Blätter mit der Achse nicht aufgehoben, sondern nur die äußeren Gewebelagen des Stiels zerstört werden: SCHULTE beobachtete Wachstum der Mesophyllzellen, zumal des Palissaden- und Verstärkung des Leitbündelgewebes[2]).

Von den Wirkungen der Entblätterung auf die Achsenteile und ihre histologische Ausbildung war schon in dem die Hypoplasie behandelnden Abschnitt die Rede. Sehr anschaulich konnte VÖCHTING die Wirkung der Blätter auf die Entwicklung des Stammgewebes beim Kohlrabi demonstrieren: entfernt man auf einer Seite die Blätter einer Pflanze oder schließt sie durch Verdunkelung von der Assimilationstätigkeit aus, so entwickeln sich monosymmetrische anstatt radiärer Knollen, indem die mit assimilierenden Blättern ausgestattete Seite stärker wächst als die andere und die Knolle zu einer Krümmung nötigt; es entspricht nach VÖCHTINGS Folgerung[3]) jedem Blatte ein „Ernährungsbezirk" in der Knolle, und der Experimentator hat es in der Hand, bald diese, bald jene Bezirke zu fördern, bzw. in der Entwicklung aufzuhalten. Im Kleinen lassen sich ähnliche Versuche durch Verstümmelung einzelner Blätter erzielen[4]): nimmt man z. B. den Blättern von *Ptelea mollis* ein seitliches Foliolum, so entwickelt sich in den Blattstielen diejenige Flanke des Leitbündelzylinders, welche der Operationsstelle entspricht, besonders schwach — sowohl im Xylem als im Phloem (Fig. 200); nimmt man dem Blatte ein seitliches und das

---

1) Vgl. namentlich MER (Bull. soc. bot. France 1879, **26**, 1); LINDEMUTH, Über Größerwerden isolierter ausgewachsener Blätter nach der Bewurzelung (Ber. d. D. bot. Ges. 1904, **22**, 171); RIEHM, Beobachtungen an isolierten Blättern (Zeitschr. f. Naturwiss. 1905, **77**, 281; Dissertation, Halle a. S.); MATHUSE, Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dikotyler Pflanzen. Dissertation, Berlin 1906; SMITH, L. H., Beobachtungen über Regeneration und Wachstum an isolierten Teilen von Pflanzenembryonen. Dissertation, Halle a. S. 1907; LÖHR, Beobachtungen und Untersuchungen an sproßlosen Blattstecklingen. Dissertation, Bonn 1908.

2) SCHULTE, W., Über die Wirkungen der Ringelung an Blättern. Dissertation, Göttingen 1912.

3) VÖCHTING, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers 1908, 51.

4) NĚMEC, Über die Folgen einer Symmetriestörung bei zusammengesetzten Blättern (Bull. internat. Acad. sc. Bohême 1902).

terminale Blättchen, so kommt im oberen Teil des Stieles nur ungefähr die Hälfte des Bündelringes zu normaler Entwicklung.

Ein Analogon zu NĚMECs Objekten stellt die asymmetrische Ausbildung der Stiele panaschierter Blätter dar, auf deren Spreiten grüne und blasse Areale asymmetrisch verteilt sind.

Über die komplizierten Korrelationen, die zwischen der Blattbildung und insbesondere der Gefäßentwicklung bestehen, haben JOST u. a. Untersuchungen angestellt, deren Resultate zu diskutieren hier zu weit führen würde[1]). Jedenfalls wäre es voreilig, nur die lokale Zufuhr der Assimilate bzw. ihr Ausbleiben für die asymmetrische Ausbildung der in Fig. 200 dargestellten und ähnlicher Anomalien verantwortlich zu machen.

Künftige Untersuchungen werden erst feststellen, ob überhaupt einige der im folgenden behandelten Trophomorphosen bereits durch die Wirkung eines gesteigerten Nährstoffstroms und ohne die Annahme besonderer Hormone befriedigend erklärt werden können. —

Daß durch Entfernung wachsender Teile, namentlich der Vegetationspunkte, die Entwicklung der anderen Organe eines Organismus sich korrelativ in abnorme Bahnen lenken läßt, ist eine Methode, die namentlich den experimentell arbeitenden Morphologen vielseitige Resultate geliefert hat. Ebenso wie die Entfernung der Vegetationspunkte wirkt die Arretierung ihres Wachstums, die man durch Eingipsen oder Verschnürung erreichen kann. In vielen Fällen sehen wir diejenigen Teile des Organismus, welchen die Möglichkeit zu weiterem Wachstum bleibt, in ihrer Entwicklung stark gefördert werden (kompensatorisches Wachstum) und auch qualitativ durch ihre Gestalt und Gliederung sich von den entsprechenden normalen unterscheiden.

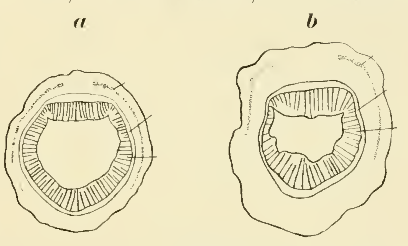


Fig. 200.
Trophomorphose. Lokale Hemmung der Gewebsentwicklung durch lokale Änderung der Korrelationen; Querschnitte durch den normalen (*a*) Blattstiel von *Ptelea mollis* und den eines Blattes, dem ein seitliches Foliolum genommen worden ist (*b*). Nach NĚMEC.

Andererseits kann Wachstumsförderung irgendwelcher Teile auch korrelativ zur Hemmung des Wachstums anderer Teile desselben Individuums führen (kompensatorische Hemmung).

Kompensatorisches Wachstum führt oftmals nicht nur zur Größenzunahme der betreffenden Organe, sondern auch zu Anomalien der Gewebestruktur, die an einigen Beispielen erläutert werden sollen.

Wertvolle Aufschlüsse bringen die Experimente VÖCHTINGs[2]).

---

1) JOST, Über Beziehungen zwischen der Blattentwicklung und der Gefäßbildung in der Pflanze (Bot. Zeitg. 1893, Abt. I, **51**, 98); MARKFELDT, Über das Verhalten der Blattspurstränge immergrüner Pflanzen usw. (Flora 1885, **68**, 33). Weitere Literatur z. B. bei WINKLER, 1907, 63 (s. u. S. 390).

2) VÖCHTING, Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **34**, 1); Zur experimentellen Anatomie (Nachr. K. Ges. Wiss. Göttingen 1902, Math.-naturw. Kl., Heft 5); Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers 1908; GÖBEL, Einleitung in die experimentelle Morphologie 1908; dort weitere Literaturangaben: vgl. besonders KRAUS, C., Untersuchungen über innere

Wurden an kräftigen Kohlrabipflanzen die Blütenstände und alle Achselknospen entfernt, so schwollen allmählich die Blattkissen zu umfänglichen, bis 2 cm breiten Körpern an, die „von dem Parenchym der Rinde des Kissens und von den darin verlaufenden Gefäßsträngen gebildet worden waren; diese hatten sich in seltsamer Weise gestaltet; sie waren teilweise zu runden, ringsum mit Kambium ausgerüsteten, mächtigen Körpern entwickelt. Das von dem Kambium erzeugte Gewebe bestand im Gefäßteile aus dünnwandigen Elementen, durch die sich Reihen kleiner Gefäße hinzogen". — Das abnorme Gewebe unterscheidet sich von dem normalen durch den Mangel an mechanischen Elementen und die geringe Lumenweite der Gefäße.

Bei enthaupteten *Helianthus*-Pflanzen finden sich analoge Verhältnisse: „auch hier im Stamme eine bedeutende Entwicklung des Parenchyms und ein Zurücktreten der mechanischen Elemente", besonders in dem oberen Teil des Stengels. In einer tieferen Region werden auch nach der Operation Holzzellen produziert, doch sind sie kürzer als die normalen; allerhand Biegungen und Krümmungen sind häufig. An den Wurzeln der dekapitierten *Helianthus*-Pflanzen sah Vöchting knollenähnliche Geschwülste entstehen. Auch die Blätter wachsen und werden größer und dicker als an nicht enthaupteten Pflanzen[1]). Ähnliche Resultate lieferten Vöchtings ausgedehnte Versuchsserien am Kohlrabi.

Werden die oberirdischen, mit Reservestoffen gefüllten Ausläufer von *Oxalis crassicaulis* ihres Scheitels und sämtlicher Achselsproßanlagen beraubt, so entstehen durch Schwellung der Blätter und Internodien heteroplasmatische Geschwülste. Nach Vöchting sind die Zellen des Grundgewebes vorwiegend mit Vergrößerung an der Neubildung beteiligt; die Leitbündel sind ärmer an Gefäßen als die normalen, der Siebteil dagegen reichlich entwickelt, und zwischen Xylem und Phloem liegen zuweilen umfängliche Parenchymwucherungen. In dem zur Knolle geschwollenen Stiel bleibt die Kollenchymentwicklung aus; die mechanischen Elemente, welche die Leitbündel zu begleiten pflegen, sind spärlich oder fallen ganz fort.

Der erste, welcher Korrelationsheteroplasien experimentell erzeugt hat, ist Sachs[2]). „Entfernt man bei kräftig wachsenden Kürbispflanzen (*Cucurbita maxima*) alle Sproßvegetationspunkte ...., so tritt eine sehr merkwürdige, bisher unbekannte Erscheinung auf: die Wurzelanlagen, welche rechts und links neben jedem Laubblattstiel im Gewebe des Stammes ... sitzen, wachsen zu haselnuß- bis walnußgroßen, kurzgestielten Knollen aus..., an denen die Wurzelhaube verschwindet, der Vegetationspunkt unkenntlich wird, während sich der axiale Fibrovasalstrang (Achsenzylinder der Wurzel) in einen Kreis von isolierten Gefäßbündeln auflöst, die durch chlorophyllhaltiges Grundgewebe getrennt sind." Die Ähnlichkeit zwischen der normalen Achsenstruktur und dem Bau der abnormen *Cucurbita*-Knolle, auf die Sachs aufmerksam macht, gestatten es nicht, besondere Schlüsse auf den Charakter der Neubildung zu ziehen. Daß Wurzeln er-

---

Wachstumsursachen und deren künstliche Beeinflussung (Forsch.-Gebiet Agrikulturphysik 1881, **4**, 379); Einfluß des Entgipfelns der Pflanzen auf deren Entwicklung und Produktionsvermögen (ibid. 1885, **8**, 107).

1) Vöchting, a. a. O. 1908; Rohrer, Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung hypertropher und verzwergter Primärblätter und Kotyledonen. Dissertation, Göttingen 1914; (Beih. z. bot. Zentralbl. 1915, Abt. I, **32**, 373.)

2) Sachs, Gesammelte Abhandlungen, **2**, 1172.

grünen, ist eine weitverbreitete Erscheinung, und die übrigen histologischen Charaktere, welche die Knolle von den normalen Wurzeln unterscheidet, erklären sich durch die Überproduktion von undifferenziertem Parenchym, die, wie wir bereits früher gehört haben, bei pathologischen Neubildungen der verschiedensten Art die gleiche große Rolle spielt.

Ähnlich gestaltete und ebenso parenchymreiche Wucherungen wie nach Entgipfelung entstehen nach Infektion durch manche Gallentiere[1]).

Die Blattspreiten entgipfelter Pflanzen können beträchtliches Flächenwachstum erfahren und ihre Strukturen ähnlich verändern, wie es oben für isolierte Blätter anzugeben war (vgl. Fig. 201)[2]).

Kompensatorisch-korrelative Beziehungen regeln offenbar in sehr vielen Fällen das Verhältnis zwischen Längen- und Dickenwachstum eines Organes. Hemmt man das Längenwachstum durch Beseitigung der Endknospe[3]), so wird das Dickenwachstum gefördert.

Narkotika und Verunreinigungen der Atmosphäre durch giftige Gase hemmen das Längenwachstum; das Dickenwachstum wird aber keineswegs aufgehalten, sondern im Gegenteil — vielleicht korrelativ — gefördert[4]).

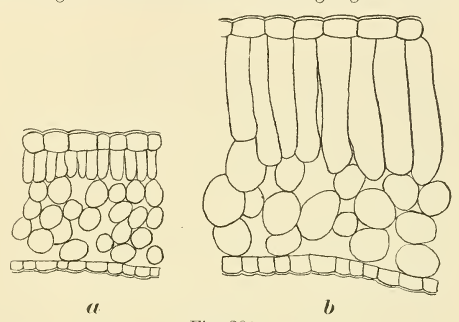


Fig. 201.
Trophomorphose. *a* Querschnitt durch ein normales Blatt von *Achyranthes Verschaffeltii*; *b* durch das Blatt einer entgipfelten Pflanze. Nach MATHUSE.

Werden durch Galleninfektion Sprosse an ihrem Längenwachstum gehindert, so können sie zu tonnen- oder kugelartigen Gebilden anschwellen (*Andricus inflator* auf *Quercus* u. v. a.); doch haben wir — wie aus dem früher Gesagten hervorgeht — der Genese der Gallen gegenüber allen Anlaß, sehr viel kompliziertere Beziehungen anzunehmen als rein korrelative.

Sehr einleuchtend ist NEGERS Auffassung[5]), nach der die abnorm verdickten Schalen tauber Tannen- und Lärchensamen als Korrelationshyperplasien anzusprechen sind; der Embryo ist in solchen nur noch als kleines Gebilde enthalten, fast das ganze Korn besteht nur noch aus Schale (Fig. 202).

Eine korrelative Erscheinung wird man vielleicht noch in der Tatsache erkennen mögen, daß Geschlechtszellen oder die an den Folgen der sexuellen Vorgänge unmittelbar beteiligten Zellen Wachstumsveränderungen aufweisen, wenn der Geschlechtsvorgang sich nicht abspielen kann.

1) KÜSTER, Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911.

2) MATHUSE, a. a. O. 1906; LÖHR (a. a. O. 1908) konnte derartige Trophomorphosen an entgipfelten Individuen nicht beobachten.

3) JOST, Über Dickenwachstum und Jahresringbildung (Bot. Zeitg. 1891, **49**, 485); SCHRÖDER, W., Zur experimentellen Anatomie von *Helianthus annuus*. Dissertation, Göttingen 1912 u. a.

4) GRAFE, Ernährungsphysiologisches Praktikum 1914, 88 ff.; dort weitere Literaturangaben.

5) NEGER, Beobachtungen und Erfahrungen über Krankheiten einiger Gehölzsamen (Thar. forstl. Jahrb. 1909, **60**, 222).

Von *Spirogyra* wissen wir, daß die Kopulationsäste zu abnormen Gestalten heranwachsen können, wenn die geschlechtliche Fusion ausbleibt[1]). Ferner ist bekannt, daß in unbefruchtet bleibenden Ovulis nicht nur die Eizellen, sondern auch die Synergiden und Antipoden mit starkem Wachstum sich betätigen können. Prothallien von Farnen können, wenn Befruchtung ausbleibt, sich stark vergrößern, und WORONIN[2]) glaubt sogar Erscheinungen der Apogamie in kausale Verbindung mit den durch die Trockenheit der Standorte bedingten Hemmungen bringen zu dürfen.

Auch pathologische Gewebeneubildungen können „kompensatorisch" durch die in ihrer Nachbarschaft sich abspielenden Wachstumsvorgänge gehemmt oder gefördert werden. Zurückschneiden des Kambialkallus bringt, wie wir schon vorhin hörten, den Markkallus zu ungewöhnlich üppiger Entwicklung (vgl. Fig. 195), andererseits wird die Entwicklung des an *Populus*-Stecklingen entstehenden Kallus durch Seitenzweigbildung gehemmt.

Gallen konnte VÖCHTING[3]) kompensatorisch zu abnorm starkem Wachstum bringen: die Produkte der *Heterodera radicicola* an den Wurzeln von *Helianthus annuus* werden gewöhnlich nur 1—3 mm groß; an Sonnenrosen, die ihres blühenden Sproßgipfels beraubt worden waren, sah sie VÖCHTING 12—19 mm groß werden. Wenn man an Rosensträuchern, die von *Rhodites rosae* infiziert sind, zu einer Zeit, zu der die Gallen noch in den ersten Stadien der Entwicklung sich befinden, Wurzelschößlinge und Seitenzweige entfernt, so kann man — nach BEYERINCK[4]) — einzelne der Zotten, welche die Bedeguare bedecken, zu einfachen oder gefiederten Blättchen werden sehen.

Man könnte vermuten, daß auf dem Wege korrelativer Beeinflussung nicht nur eine abnorme Steigerung des Zellenwachstumes und der Teilungsvorgänge, sondern in anderen Fällen auch Hemmung der Gewebedifferenzierung veranlaßt werden könnte. Ich bin nicht in der Lage, auf Grund eigener Beobachtungen oder der von anderen veröffentlichten Befunde so viel Beispiele für Korrelationshypoplasie zu erbringen, wie für korrelative Steigerung irgendwelcher Prozesse. Die Entwicklung mancher Gallen beansprucht so ansehnliche Massen von plastischen Materialien, daß die Hypoplasie, die in ihrer Nachbarschaft wahrgenommen werden kann, vielleicht als mitbestimmt durch den korrelativen Nahrungsmangel aufgefaßt werden darf (Hypoplasie des Mesophylls unter Erineumhaaren u. ähnl., vgl. Fig. 116).

Ja, es ließe sich wohl schließlich die Theorie verteidigen, daß die geringe Gewebedifferenzierung, die sehr viele Gallen — die von uns als kataplasmatische bezeichneten —, viele Wundgewebe u. a. aufweisen, korrelativ bedingt sei, indem die abnorme Zellenteilung an sich bereits durch ihre gesteigerte Intensität und den dabei eintretenden Stoffverbrauch andere histogenetische Prozesse wie die Gewebedifferenzierung hemme. —

Einfacher liegen die Verhältnisse vielleicht bei der von SNOW studierten Wurzelhaarhypoplasie: sind reichlich Nebenwurzeln vorhanden, so ist die

---

1) HABERLANDT, Zur Kenntnis der Konjugation bei *Spirogyra* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. 1890, **99**, Abt. I, 390, Fig. 5—7).

2) WORONIN, H., Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen (Flora 1907, **98**, 101).

3) VÖCHTING, a. a. O. 1908, 169.

4) BEYERINCK, Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Zynipidengallen. Amsterdam 1882.

Bildung der Wurzelhaare gering; ist die Nebenwurzelbildung schwach, so zeigt sich die Bildung der Wurzelhaare gefördert[1]).

* * *

Ein weiteres Mittel, Änderungen in den Korrelationen zu bewirken, wird uns mit der Möglichkeit gegeben, durch experimentelle Eingriffe bestimmte Teile eines Organismus in anderen organischen Zusammenhang zu bringen, als er unter normalen Umständen auf sie einwirkt. Das geschieht durch Transplantation[2]) oder dadurch, daß man die Pflanzen durch experimentelle Eingriffe zu heterotopischer Organbildung bringt.

Wertvolle Aufschlüsse geben namentlich die Beobachtungen von DE VRIES[3]) und VÖCHTING. DE VRIES beschreibt eine eigenartig abnorme Kartoffelknolle, aus der drei reichbeblätterte, aber stolonenfreie Triebe entstanden waren; zwei weitere Augen der Mutterknolle hatten Stolonen geliefert ohne zugehörige Blattsprosse. „Die Nährstoffe, welche in den Blättern gebildet wurden, fanden an der Basis der Stengel nicht die sonst üblichen Ablagerungsstätten, sondern konnten erst in den von den Stolonen ..... getragenen Knollen zur Verwendung gelangen. Sie mußten offenbar zu diesem Zweck die alte Knolle durchwandern.“ Die dabei in Anspruch genommenen Leitungsbahnen hatten eine auffallend starke Entwicklung erfahren.: „zu der Bildung einer kontinuierlichen Holzschicht war es .... noch nicht gekommen, obgleich mehrere Bündel bereits gruppenweise aneinander schlossen. Jedes einzelne Bündel aber hatte sich in einem Grade ausgebildet, welcher sonst in Kartoffeln nicht erreicht wird ... Das Holz bestand aus reihenförmig geordneten Holzfasern und Gefäßen, welche meistens eine sehr deutliche netzförmige Wandskulptur zeigten ... Die

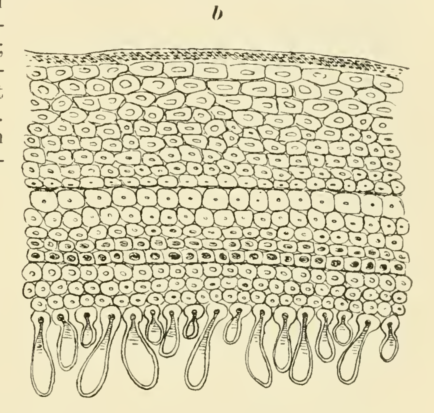


Fig. 202.
Trophomorphose. Die Dickschaligkeit tauber Lärchensamen, Querschnitt durch die Samenschale eines normalen (*a*) und abnormen Kornes (*b*) bei gleichstarker Vergrößerung. Nach NEGER.

1) SNOW, The development of root hairs (Bot. gaz. 1905, **40**, 12).

2) VÖCHTING, a. a. O.; LÖHR, Notiz über einige Blattstielpfropfungen (Botan. Zeitg. 1909, **67**, Abt. II, 322).

3) DE VRIES, Über abnormale Entstehung sekundärer Gewebe (Jahrb. f. wiss. Bot. 1891, **22**. 45).

Phloembündel zeigten eine entsprechende Entwicklung, waren aber in ihrem Baue nicht merklich vom primären Phloem verschieden."

VÖCHTING[1]) gelang es, die Kartoffelknollen als Bestandteil in die aus ihr erwachsenen Kartoffelpflanzen einzuschalten; die Knollen wurden entweder aufrecht bis zu halber Höhe in Boden gepflanzt und entwickelten oben beblätterte Triebe, unten wurzelreiche Stolonen, an welchen sich neue Knollen bildeten — oder die oberirdischen Triebe wurden durch geeignete Maßregeln zur Wurzelbildung gebracht, Stolonenbildung aber nur an dem unterirdischen Teil der Knollen zugelassen. In letzterem Fall floß der Strom der Assimilate durch die Knolle zu den neugebildeten Stolonen und Tochterknollen, im ersten Fall passierte auch noch der Wasserstrom, der von den wurzeltragenden Stolonen zu den Blättertrieben floß, die alte Knolle, deren Lebensdauer in beiden Fällen erheblich verlängert wurde. Die anatomischen Veränderungen in den Leitbündeln der Knollen entsprechen im wesentlichen DE VRIES' Befunden. Ebenso wie die Knollen der Kartoffel lassen sich auch die von *Oxalis crassicaulis* in den Grundstock der neu entstehenden Pflanze einschalten.

Bei denjenigen Pflanzen, deren Blätter nach Loslösung von der Achse sich bewurzeln und auf den Spreiten Adventivsprosse entwickeln, gelingt es, den Blattstiel zwischen Wurzel- und Sproßsystem „einzuschalten": die Lebensdauer der physiologisch zu Achsen gewordenen Stiele wird erheblich verlängert, ihre Struktur durch Produktion sekundärer Gewebe stammähnlich[2]).

Auch das Experimentum naturae, das durch Vermittlung des *Neuroterus baccarum* im Frühjahr an *Quercus* durchgeführt zu werden pflegt, sei noch erwähnt: entstehen die Gallen des genannten Zezidozoons an den männlichen Infloreszenzen, so wird deren dünne, kurzlebige Achse zwischen ein relativ langlebiges Gallengebilde und den Hauptstamm eingeschaltet; das Kambium der Infloreszenzachse betätigt sich dann und liefert eine ansehnliche Verstärkung der sekundären Gewebe[3]).

Die Erscheinung, daß unter abnormen Bedingungen eine beträchtliche Verstärkung der leitenden Elemente stattfinden kann, ist in der Literatur wiederholt und sehr eingehend behandelt worden. Es wäre von großem Interesse, über diejenigen Fälle genaueres erfahren zu können, in welchen gesteigerte Inanspruchnahme keine verstärkende Wirkung auf dieselben Gewebeformen hat. Ringelungsversuche mit Pflanzen, die durch markständige Phloembündel gekennzeichnet sind (*Eucalyptus*, *Nerium*), führten an der geringelten Stelle nicht zur Verstärkung der markständigen Phloemstränge, durch welche diese zum Ersatz der verlorenen peripherischen Teile hätten tauglich werden können[4]).

* *
*

1) VÖCHTING, Über die Bildung der Knollen (Bibl. bot. 1887, Heft 4, 11 ff.); Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, **34**, 15 ff.). Ähnliche Beobachtungen wie VÖCHTING beschrieb neuerdings SCHLUMBERGER, Über einen eigenartigen Fall abnormer Wurzelbildung an Kartoffelknollen (Ber. d. D. bot. Ges. 1914, **31**, 60).

2) KNY, Über die Einschaltung des Blattes in das Verzweigungssystem der Pflanzen (Naturwiss. Wochenschr. 1904, N. F., **3**, 369); WINKLER, Über die Umwandlung des Blattstieles zum Stengel (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, **45**, 1; dort weitere Literaturangaben).

3) NOLL, Sitzungsber. niederrhein. Ges. Natur- und Heilkunde 1899, 44. Vgl. auch unten S. 424, Anm. 1.

4) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 144.

Die hier mitgeteilten und viele ähnliche Versuche geben uns zunächst nur Auskunft über das Bestehen der Korrelationen und über die Wirkung der Korrelationsstörungen und -unterbrechungen auf die Gewebeausbildung. Die Beantwortung der Frage, welche Faktoren bei den geschilderten Reaktionen der Pflanzen und Pflanzenorgane das eigentlich Wirksame sind, ist schon wiederholt versucht worden; eine Diskussion der verschiedenen Möglichkeiten, die in Betracht kommen, dürfte hier am Platze sein.

Die operativen Eingriffe in die Kontinuität des Pflanzenkörpers, von welchen die Rede war, bedeuten eine Zerstörung der Leitungsbahnen, welche die einzelnen Teile des Individuums miteinander in Verbindung bringen. Man hat versucht, die Unterbrechungen im Stoffverkehr für das Zustandekommen der Wachstums- und Differenzierungsanomalien verantwortlich zu machen.

Werden assimilierende Organe aus ihrem natürlichen Zusammenhang gelöst, so können sie nicht fortfahren, ihre Assimilationsprodukte an andere Teile des Organismus abzugeben, und in ihren Zellen wird eine um so beträchtlichere Häufung von Stoffen zustande kommen, je lebhafter das isolierte Stück seine photosynthetische Tätigkeit fortzusetzen in der Lage ist. In der Tat sehen wir, daß in wurzelkranken Kartoffelpflanzen[1]) und bei unvollkommener Knollenbildung[2]) die oberirdischen Laubsproßachsen sich mit Eiweißkristallen oder Stärkekörnern füllen — eine deutlich erkennbares Zeichen der infolge gestörter Stoffableitung gesteigerten Stofffülle in den Zellen der oberirdischen Organe.

Ferner ist bekannt, daß unter dem Einfluß einer besonders reichlichen Nährstoffzufuhr dieselben anatomischen Abweichungen zustande kommen, die wir an isolierten Blättern usw. gefunden haben: in Blättern, die an Wurzel- und Stockausschlägen sich entwickeln, zeigen sich die oben geschilderten Mesophyllstrukturen[3]), obwohl die Korrelationen zwischen den einzelnen Blättern und der Achse, wie sich annehmen läßt. keine Veränderungen oder Störungen erfahren haben.

Andererseits bleibt es unklar, welche Stoffe die trophische Reizung in isolierten Blättern zuwege bringen. Anhäufung der durch fortgesetzte Photosynthese entstehenden Stärke genügt keinesfalls, um die in Rede stehenden Gewebeveränderungen herbeizuführen. Vielmehr vermute ich, daß sowohl in dem Falle der Gewebeentwicklung in isolierten Blättern als auch in dem noch komplizierteren der an dekapitierten Pflanzen wahrgenommenen Neubildungen mit der Wirkung besonderer vom Organismus selbst gelieferter Stoffe zu rechnen ist, deren Entstehung oder Häufung den die geförderte Gewebebildung determinierenden Faktor abgibt. Ähnliche Vermutungen liegen wohl den Äußerungen Vöchtings (1908, a. a. O., S. 238) über die von ihm beobachteten Anomalien zugrunde, die die am Blühen verhinderten Gewächse aufweisen. Vielleicht sind gar nicht einmal hypothetische Produkte der „inneren Sekretion" von äußerst komplizierter chemischer Zusammensetzung, sondern relativ einfache Körper die chemomorphogenen: die Asche des Stammes normaler Kohlrabipflanzen

1) Heinricher, Über massenhaftes Auftreten von Kristalloiden in Laubtrieben der Kartoffelpflanzen (Ber. d. D. bot. Ges. 1891, **9**, 287).

2) Vöchting, Über die Bildung der Knollen (Bibl. bot. 1887, **4**, 26).

3) Vgl. Daniel, W., Zur Kenntnis der Riesen- und Zwergblätter. Dissertation, Göttingen 1913.

„enthält nach HOLTHUSENS Analyse[1]) 4,28% Magnesium, die des Blattstieles 4,54%, die der Blattfläche 4,84%. In der pathologisch veränderten Pflanze dagegen finden sich in der Asche des Stammes 8,25%, in der des Blattstieles 13,37%, in der der Blattfläche 5,64% und in der der Blattkissen sogar 15,84% Magnesium. Geht man von der Vorstellung aus, daß die in der normalen Pflanze enthaltene Menge des Elementes ungefähr dem physiologischen Bedürfnis entspreche, so könnte der in dem pathologischen Objekt vorhandene beträchtliche Überschuß — man beachte die 15,84% des Elementes im Blattkissen — die Verbindungen bilden, die den angenommenen Reiz ausübten.“ An einer anderen Stelle desselben Werks (S. 245) vergleicht der Verfasser die Tumoren des Kohlrabis mit den Gallen: beide werden nach ihm durch chemische Stoffe hervorgerufen.

Die gesteigerte Ausbildung der Gefäße hat WINKLER auf die Wirkung der Transpiration zurückzuführen versucht[2]). Viele Beobachtungen lassen sich anführen, die für die Theorie sprechen; es sind genug Fälle bekannt, in welchen Hemmung der Transpiration die Gefäßbildung abschwächt oder gänzlich unterdrückt, und Organe mit gesteigerter Transpirationstätigkeit besonders reichlich Gefäße produzieren. BÖHM[3]) z. B. beobachtete, wie WINKLER anführt, in *Salix*-Zweigen, die unter Wasser kultiviert wurden, den Zuwachs ihres Holzes völlig gefäßfrei. Zahlreiche andere Beispiele, welche die geringe Ausbildung der Gefäße an schwach transpirierenden Organen illustrieren, sind bei Behandlung der Gewebshypoplasien bereits zu erläutern gewesen. Andererseits macht STRASBURGER mit dem auffälligen Phänomen bekannt, daß ein Zweig von *Robinia pseudacacia*, der keine Seitenzweige besaß, und dessen lebend gebliebener Abschnitt mit einer Mistel endete, an der vor dem Parasiten liegenden Strecke zwar noch einen bescheidenen Jahreszuwachs aufzuweisen hatte, dieser aber vorzugsweise aus Gefäßen bestand[4]).

Meines Erachtens darf den Fällen der Gewebshypoplasie, in welchen die Gefäßbildung sich infolge herabgesetzter Transpiration schwach zeigt, keine WINKLERS Theorie beweisende Kraft beigemessen werden. Herabgesetzte Transpiration hemmt die Ausbildung der verschiedensten Gewebeformen, und auf besondere kausale Beziehungen zwischen Transpiration und Gefäßbildung darf daher aus dem für die erwähnten Fälle konstatierbaren Ausbleiben der Gefäße oder ihrer schwachen Ausbildung nicht geschlossen werden. Wohl ist zuzugeben, daß die Gefäßausbildung auf eine Herabsetzung der Transpiration in manchen Fällen deutlicher reagiert als die Ausbildung mancher anderen Gewebeform; aber diese „Empfindlichkeit“ lassen die Gefäße auch anderen hemmenden Reizen gegenüber erkennen — ich erinnere an die Erscheinungen der Panaschierung, an die englumigen, spärlichen Gefäße vieler Gallen und anderer abnormer Bildungen, die mit Transpirationsverminderung nichts zu tun haben.

Über die Verstärkung von Leitbündeln und die Ausbildung achsenartiger Strukturen in Blättern, die durch Bakterien infiziert worden sind,

---

1) HOLTHUSEN, Untersuchungen über die Verteilung der Aschenbestandteile in der normalen und durch bestimmte Operationen pathologisch veränderten Kohlrabi- und *Helianthus*-Pflanze. Dissertation, Tübingen 1906.

2) WINKLER, a. a. O. 1907, 65 ff.

3) BÖHM, Über die Funktion der vegetabilischen Gefäße (Bot. Zeitg. 1879, **37**, 229).

4) STRASBURGER, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen 1891, 953.

haben wir oben (vgl. Fig. 164) zu sprechen gehabt. Die vermehrte Produktion von Leitbündelgewebe hat in diesem Falle offenbar nichts mit gesteigerter Transpiration zu tun.

Was speziell die Bildung von Gefäßen in den vorhin erwähnten Fällen der Korrelationsstörung betrifft, so darf nicht daran gezweifelt werden, daß durch die Leitbündel derjenigen Kartoffelknollen, die zwischen Wurzelsystem und reichbeblättertem Laubsproß eingeschaltet sind, ein ansehnlich lebhafter Transpirationsstrom fließt, und daß das gleiche für die Leitbündel eines Blattstieles gilt, dessen zugehörige Spreite Adventivtriebe trägt. Die in diesen Objekten gefundene Verstärkung der Leitbündel entspricht aber in allen wesentlichen Punkten derjenigen, welche die Leitbündel sproßlos bleibender Blätter bzw. Blattstiele aufweisen; bei diesen dürfte aber schwerlich eine gesteigerte Transpiration im Spiele sein können, da die transpirierende Fläche bei *Hedera* z. B. keinen Zuwachs zu erfahren braucht. Selbst dann aber, wenn die Blätter durch Wachstum ihre Oberfläche vermehren, bedürfte es zunächst des Nachweises, daß die auf feuchtem Sande kultivierten Stecklinge wirklich stärker transpirieren als die Blätter in ihrem natürlichen Zusammenhang. Unter diesen Umständen vermag auch Strasburgers Beobachtung nicht zugunsten Winklers Theorie ins Gewicht zu fallen, zumal ich bei Untersuchung analoger Zweigstücke von *Crataegus* sp. zwar eine gleichmäßigere Verteilung der Gefäße auf den Jahreszuwachs, aber keine Zunahme der Gefäße gegenüber dem sehr reichlichen Holzfasermaterial erkennen konnte.

Auch hier wird sich meines Erachtens die Annahme nötig machen, daß chemische Stoffe, welche von den Organen und Geweben geliefert worden sind, das wirksame Agens abgeben.

* * *

Dieselben Schwierigkeiten haben bisher der kausalen Erforschung einiger weiterer Gruppen von „Trophomorphosen“ im Wege gestanden.

Nicht nur von Organen gehen Wirkungen aus, die sich in gestaltendem Einfluß auf lebende Pflanzengewebe äußern können, sondern — wie sich mit Bestimmtheit annehmen läßt — auch die Gewebe des nämlichen Organs können sich gegenseitig in ihrer Gestaltungstätigkeit durch chemische Korrelationen oder auf anderem Wege beeinflussen. Von den Schwierigkeiten, die der Anwendung chirurgischer Methoden auf die Erforschung der zwischen Geweben oder gar Zellen bestehenden Korrelationen im Wege stehen, berichteten wir bereits. Erfreulicherweise verspricht uns ein auf anderem Wege durchführbares Experiment Anhaltspunkte zur Beurteilung der Gewebekorrelationen. —

Wir sprachen schon früher von *Laburnum Adami* und seiner Periklinalchimärennatur. Zwischen der Epidermis, die von *Cytisus purpureus* stammt, und dem inneren Gewebe, das zu *Laburnum vulgare* gehört, bestehen offenbar andere Korrelationen als zwischen den Geweben normal, d. h. einheitlich aufgebauter Organe: wie Buder festgestellt hat[1], bringt an den Blättern das *vulgare*-Gewebe streckenweise die *purpureus*-Epidermis zum Absterben, übt schädlichen Einfluß auf die Schließzellen u. a. m.;

1) Buder, Studien an *Laburnum Adami* (Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1911, **5**, 209).

ähnliche gestaltende Einflüsse der artfremden Gewebeschichten aufeinander hat BUDER bei Untersuchung der *Adami*-Blüten gefunden.

WINKLERS Methoden der experimentellen Chimärenerzeugung werden es gestatten, auf dem von BUDER betretenen Wege die Korrelationen der Gewebe genauer zu erforschen. —

* * *

Die charakteristisch-symmetrische Ausbildung, welche viele Organe unter normalen Umständen erfahren, ist weniger das Resultat der die betreffenden Organe in entsprechend symmetrischer Verteilung angreifenden Außenbedingungen, als das der Wirkung der zwischen den einzelnen Teilen der Pflanze bestehenden Korrelationen. Geraten die Teile des Ganzen unter verschiedenartige Bedingungen, so werden nicht nur die Wirkungen der veränderten Bedingungen, sondern auch die der gestörten Korrelationen in der Ausbildung des Ganzen zum Ausdruck kommen.

WORTMANN[1]), ELFVING u. a. haben beobachtet, daß Sprosse, die in horizontale Lage gebracht und an der geotropischen Aufkrümmung gewaltsam gehindert werden, anatomische Veränderungen im Rindengewebe aufzuweisen haben: auf der Unterseite bleiben die Zellen dünnwandig, auf der Oberseite werden sie dickwandig.

Eingehendes Studium hat BÜCHER[2]) den genannten Veränderungen, welche aus radiär-symmetrischen Organen monosymmetrisch gebaute werden lassen, gewidmet. Durch die Verhinderung der geotropischen Aufkrümmung kommen offenbar die Gewebe der Versuchspflanzen insofern in abnorme mechanische Bedingungen, als die durch den Schwerkraftreiz zum Wachstum angeregte Unterseite unter Druckspannung, die Oberseite unter Zugspannung gerät. BÜCHER konnte durch gewaltsame Krümmung jugendlicher, noch wachstumsfähiger krautiger Sprosse die Kollenchym-, Bast- und Holzelemente auf der (unter Zugspannung stehenden) konvexen Seite besonders dickwandig werden lassen, während die Elemente der (unter Druckspannung stehenden) konkaven Seite schwächere Membranverdickungen aufwiesen als gleichalterige normal gewachsene Sprosse (Fig. 203). BÜCHER bezeichnet die durch gewaltsame Krümmung entstandenen Strukturanomalien als Kamptotrophismus, die analogen nach Inhibierung der geotropischen Aufkrümmung entstandenen als Geotrophismus; die nach Unterdrückung heliotropischer Krümmungen entstehende monosymmetrische Ausbildung von Pflanzenorganen hat man als Heliotrophismus bezeichnet.

Wie Fig. 203 erläutert, verhalten sich die Zellen hinsichtlich ihres Volumens derart, daß an der unter Zugspannung geratenen Seite die Zellen klein bleiben, während sie auf der Druckspannungsseite ansehnlich groß werden, so daß die Rinde und auch der Xylemkörper der Achsen erheblich breiter ausfallen als unter normalen Umständen, und die Exzentrizität des Baues (Untersuchungen an *Euphorbia heterophylla* u. a.) sehr sinnfällig wird.

Das besondere Interesse, das BÜCHERS Ergebnisse beanspruchen, liegt darin, daß ungleiche mechanische Inanspruchnahme der einandergegenüberliegenden Seiten eines Organes deutliche Wirkungen auf seine

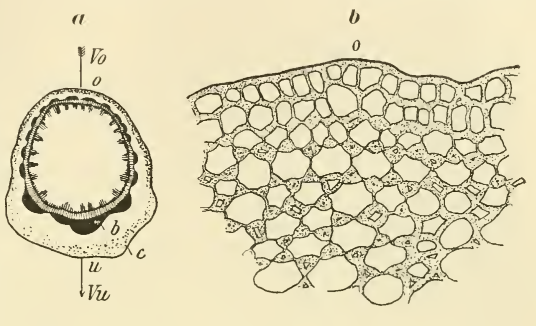
1) WORTMANN, Zur Kenntnis der Reizbewegungen (Bot. Zeitg. 1887, **45**, 819); ELFVING, Zur Kenntnis der Krümmungserscheinungen (Öfversigt af finska Vet. Soc. Förhandl. 1888, **30**).

2) BÜCHER, Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion (Jahrb. f. wiss. Bot. 1906, **43**, 271).

Ausbildung hat, während allseits im gleichen Sinne und gleich stark wirkende mechanische Inanspruchnahme diese Wirkungen nicht hat[1]).

Die sekundären Gewebe zeigen ähnliche kamptotrophische Reaktionen wie die primären. Bei gekrümmten Sprossen von *Ficus pumila* sehen wir die Achsen an den gekrümmten Zonen exzentrisch in die Dicke wachsen; auf der Konkavflanke sind die Holz- und Bastzellen größer und zahlreicher als an der Konvexflanke[2]).

Alle bisher erwähnten Fälle laufen auf ungleiche mechanische Inanspruchnahme gegenüberliegender Seiten eines Organes hinaus. Es läßt sich erwarten, daß auch bei monosymmetrisch verteilter Beeinflussung durch andere Agentien bestimmte, den von BÜCHER studierten vergleichbare Strukturanomalien zustande kommen werden, die bei allseits gleich starkem Angriff durch dieselben Faktoren nicht hervorgerufen werden. Die Frage, ob einseitiger Kontakt, einseitige Belichtung, einseitig geförderte Transpiration, einseitig angreifende Reize anderer Art Trophien in dem hier erörterten Sinne hervorrufen, bedarf noch der näheren Untersuchung[3]).



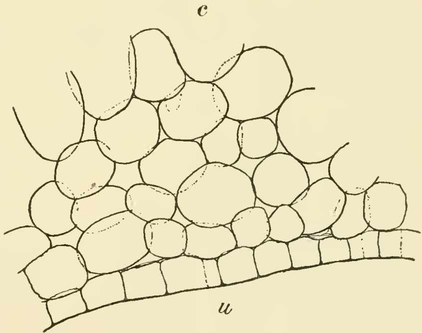


Fig. 203.
Geotrophismus. *a* Hypokotyl von *Ricinus communis* (Querschnitt), *o* obere, *u* untere Seite, *b* Bastbündel, *c* Kollenchym, *Vo—Vu* Lotlinie; — *b* kollenchymatische Ausbildung des Rindengewebes an der oberen Seite (*o*); — *c* dünnwandiges Gewebe an der Unterseite (*u*). Nach BÜCHER.

1) Vgl. auch PFEFFER, Pflanzenphysiologie 1904, 2. Aufl., **2**, 669, Anm.

2) TRÜLZSCH, Über die Ursachen der Dorsiventralität der Sprosse von *Ficus pumila* und einigen anderen Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1914, **54**, 1, 26). — Weitere Literatur über Geo- und Kamptotrophismus VÖCHTING, Zur experimentellen Anatomie (Nachr. Ges. Wiss. Göttingen 1902, **38**, Heft 5); Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie der Pflanzenkörper 1908, 254 ff.; BALL, Einfluß von Zug auf die Ausbildung der Festigungsgewebe (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **39**, 328); NEUBERT, Geotrophismus und Kamptotrophismus bei Blattstielen (Beitr. zur Biol. der Pflanzen 1911, **10**, 299); KERSTAN, Über den Einfluß des geotrophischen und heliotrophischen Reizes auf den Turgordruck in den Geweben (Beitr. zur Biol. der Pflanzen 1909, **9**, 163, keine Turgorvariationen bei geo- usw. trophischen Veränderungen).

3) Beiträge bei TRÜLZSCH, a. a. O.

Schließlich gehören in diesen Zusammenhang wohl noch viele der von NOLL als Äußerungen der „Morphästhesie" beschriebenen Wachstumserscheinungen, die an gekrümmten Wurzeln, Algen, Pilzfäden usw. beobachtet werden[1]).

* * *

Die Ergebnisse, die die Untersuchung gewaltsam gekrümmter Sprosse gezeitigt hat, verspricht Fortschritte im kausalen Verständnis mancher normaler Gewebebildungen, z. B. der Erscheinungen des exzentrischen Dickenwachstums, der Epitrophie und Hypotrophie, der monosymmetrischen in Blüten-[2]) und Fruchtstielen[3]) gefundenen Strukturen.

Von denjenigen Gewebestrukturen, die man mit gleichem Recht als normal wie als pathologisch bezeichnen kann, möchte ich wenigstens eine hier erörtern, das Rotholz.

Bei den Koniferen ist die Holzproduktion der horizontalen Äste auf Ober- und Unterseite nicht nur quantitativ verschieden, sondern auch qualitativ: auf der Oberseite entsteht das helle „Weißholz", auf der Unterseite das dunklere härtere „Rotholz". Wie wir namentlich durch HARTIGS Untersuchungen[4]) erfahren haben, bestehen zwischen Weiß- und Rotholz bemerkenswerte histologische Unterschiede: das Rotholz besteht vorwiegend oder ausschließlich aus dickwandigen Tracheïden, die kürzer sind als die normalen, oft ansehnliche Interzellularräume zwischen einander frei lassen (vgl. Fig. 204) und durch die Spiralstruktur ihrer Verdickungsschichten auffallen.

Rotholz entsteht an der Unterseite der plagiotropen Seitenäste, Weißholz an ihrer Oberseite. Schon HARTIG hat diesen Unterschied mit der Wirkung des Gewichts der Äste in kausalen Zusammenhang gebracht:

---

1) NOLL, Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln (Landw. Jahrb. 1900, **29**, 361); Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz (Biol. Zentralbl. 1903, **23**, 281, 404); NORDHAUSEN, Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, **44**, 557); KÜSTER, Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie (Progr. rei bot. 1908, **2**, 455, 473).

2) RICÔME, Rech. expér. sur la symmetrie des rameaux floreaux (Ann. sc. nat. bot. 1898, sér. 8, **7**, 293); PLADECK, Der anatomische Bau gamo- und karpotropisch beweglicher Blütenstiele. Dissertation, Breslau 1909.

3) KELLER, Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung von Festigungsgeweben. Dissertation, Kiel 1904.

4) HARTIG, R., Das Rotholz der Fichte (Forstl.-naturwiss. Zeitschr. 1896, **5**, 96); Holzuntersuchungen, Altes und Neues 1901. — Weitere Literatur über das Rotholz: MER, De la formation du bois rouge dans le sapin et l'épicéa (C. R. Acad. Sc. Paris 1887, **104**, 376); KONONTSCHUK, Über örtliche und einseitige Festigkeit des Holzes (Jahrb. d. Petersburger Forstinstituts 1888, **2**; zitiert nach SONNTAG, s. u.); CIESLAR, Das Rotholz der Fichte (Zentralbl. ges. Forstwesen 1896, 149); ANDERSON, Über abnorme Bildung von Harzbehältern und andere zugleich auftretende anat. Veränderungen im Holz erkrankter Koniferen (Forstl.-naturwiss. Zeitschr. 1896, **5**, 439); SONNTAG, Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **39**, 71); WIESNER, Experimenteller Nachweis paratonischer Trophieen beim Dickenwachstum des Holzes der Fichte (Ber. d. D. bot. Ges. 1896, **14**, 180). — Beobachtungen über das relativ selten beobachtete Rotholz an Wurzeln bei LÄMMERMAYR (Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz und Rinde. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 1901, **110**, Abt. I) und URSPRUNG (Über das exzentrische Dickenwachstum an Wurzelkrümmungen usw. Beih. z. bot. Zentralbl. 1913, Abt. I, **29**, 159, 187).

diejenige Seite, deren Gewebe unter Druckspannung steht, weist Rotholz auf („Druckholz"), die unter Zugspannung stehende Weißholz („Zugholz").

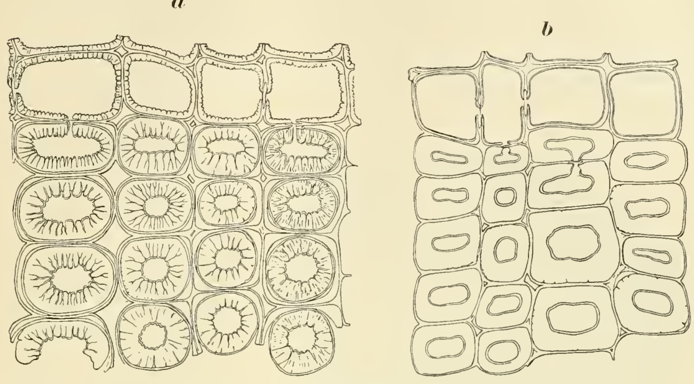


Fig. 204.
Rotholz (*a*) und Weißholz (*b*) der Fichte. Nach HARTIG.

Damit stimmt überein, daß die orthotropen Hauptachsen an derjenigen Seite, die unter der Einwirkung des Windes auf Druckspannung in Anspruch genommen zu werden pflegt — also an der Leeseite — Rotholz entstehen lassen. In Gegenden, in welchen Westwinde vorherrschen, ist die Rotholzseite stets nach Osten gewandt.

Auf die Entscheidung der Frage, ob Rotholzbildung noch als normales oder bereits als abnormes Phänomen einzuschätzen ist, dürfen wir verzichten. Als unzweifelhaft abnorme Rotholzbildungen werden diejenigen anzusehen sein, welche von den bisher geschilderten abweichen.

Fig. 205.
Abnorme Verteilung des Rotholzes an der Fichte. Nach HARTIG.

Ändert sich die Lage der Äste zum Erdradius, so ändert sich auch die Rotholzbildung in ihnen hinsichtlich der Orientierung der roten Jahresringstücke. Fig. 205 zeigt den Querschnitt durch einen Ast, der nach mehrjähriger Rotholzbildung eine Drehung erfahren und nach ihr seine Rotholzbildung an der entgegengesetzten Seite fortgesetzt hat[1]).

Für die kausale Erkenntnis lernen wir aus diesen Anomalien zunächst nichts Neues.

1) Andere abnorme Fälle bei HARTIG, a. a. O.

Fig. 206 zeigt eine weitere Rotholzanomalie, die in einem plagiotropen, von *Viscum album* infizierten *Pinus*-Zweig beobachtet wurde; der Querschnitt, den die Figur darstellt, wurde ungefähr 10 cm oberhalb der Infektionsstelle gewonnen: die Rotholzbildung ist ganz unregelmäßig: manche Jahresringe haben auf der Unter-, manche andere auf der Oberseite des Zweiges Rotholz gebildet, andere zeigen auf beiden Seiten deutliche Rotholzsicheln, während besonders schmale Jahreszuwachszonen kaum Andeutungen von Rotholzbildung erkennen lassen. Besonders zu beachten ist, daß auch bei ganz unregelmäßig geformten Jahresringen die Rotholzbildung vorzugsweise dort eintritt, wo die Zuwachszone ihre größte Breite aufweist. Die Beziehungen zwischen der Rotholzverteilung und der Querschnittsform des Stammes sind unverkennbar.



Fig. 206.
Rotholzanomalie. Querschnitt durch einen von *Viscum album* infizierten Kiefernzweig (*Pinus silvestris*).

Neuerdings hat JACCARD[1]) die Frage nach den Rotholzanomalien und den Ursachen der Rotholzbildung wieder aufgenommen; bei den von ihm studierten Exemplaren der *Pinus montana* var. *uncinata* aus dem Torfmoor La Vraconnaz sah JACCARD schon im Frühjahr dickwandige typische Rotholztracheïden entstehen, die Produktion der aufeinander folgenden Jahre aber sich ganz verschieden gestalten; in anderen Fällen tritt die Rotholzbildung bald auf der Ober- bald auf der Unterseite des Astes auf u. a. m. JACCARD schließt aus derartigen Anomalien, daß auch unabhängig von mechanischen Wirkungen und anscheinend unter dem Einfluß abnormer trophischer Bedingungen Rotholz entstehen kann. Histologisch stimmt das von JACCARD studierte „heterotopisch" gebildete Rotholz mit dem typischen überein.

Die von JACCARD geschilderten Fälle sind von großem Interesse für die Entwicklungsmechanik der Pflanzengewebe, und ihre nähere Analyse wird es vielleicht möglich machen, die Veränderungen zu ermitteln, die durch dorsiventrale mechanische Inanspruchnahme in den Ästen der Koniferen und anderer Gewächse hervorgerufen werden und ihrerseits die dorsiventrale Ausbildung der Gewebe veranlassen.

1) JACCARD, Über abnorme Rotholzbildung (Ber. d. D. bot. Ges. 1912, **30**, 670). Über experimentell erzeugte, aber ätiologisch keineswegs geklärte Rotholzanomalien berichten EWART und MASON-JONES, die an gewaltsam gekrümmten Zweigen Rotholz entstehen sahen, in einem Falle auf der konkaven u n d der konvexen Seite des gekrümmten Zweiges (The formation of red wood in conifers. Ann. of bot. 1906, **20**, 201).

3. Ökologie der pathologischen Gewebe.

Die physiologische Pflanzenanatomie betrachtet es als ihre Aufgabe, den zwischen Bau und Funktion der pflanzlichen Zellen und Gewebe bestehenden Zusammenhang aufzudecken.

Es kann nicht fraglich sein, daß die lebenden Zellen, die am Aufbau einer Pflanze teilnehmen, ja daß sogar die toten Reste ehemals lebender Anteile des Pflanzenkörpers auf ihre Nachbarschaft und oft auch auf entfernte Teile oder den ganzen Organismus wirken, und daß diese Wirkungen nach den Eigentümlichkeiten der Zellen sehr verschiedenartige sein können; viele dieser Eigenschaften — keineswegs alle — werden in der Struktur der Zellen und Gewebe zum Ausdruck kommen und von dem am Mikroskop tätigen Forscher erkannt werden können; die durch jene bedingte Wirkung der Zellen und Gewebe auf ihre nähere oder entferntere Nachbarschaft oder den ganzen Organismus wird auf dem Wege des physikalisch- oder chemisch-physiologischen Experimentes zu ermitteln sein.

Die Vertreter der physiologischen Pflanzenanatomie pflegen sich nun nicht damit zu begnügen, auf Grund kombinierter histologischer und experimenteller Arbeiten die Wirkungen der verschiedenartigen Zellen- oder Gewebeformen zu ermitteln; indem vielmehr „eine bestimmte Funktion dem Beobachter als Ziel und Zweck der betreffenden Bauverhältnisse erscheint, kleidet sich der Nachweis des Zusammenhanges zwischen Bau und Funktion in das Gewand einer teleologischen Erklärung“[1]). Es pflegt angenommen zu werden, daß die Wirkungen und Leistungen der Bestandteile des pflanzlichen Organismus — wenn nicht durchweg, so doch in der überwiegenden Mehrheit — für diesen „zweckmäßig“ sind oder — um mit Roux zu sprechen — diesen irgendwie dauerfähig machen helfen, ja daß sogar die Wirkungen, auf die wir von den Struktureigentümlichkeiten der Zellen und Gewebe nach ergänzender Belehrung durch das Experiment schließen dürfen, für die Pflanzen von größter Wichtigkeit sind, indem sie im phylogenetischen Werdegang der betreffenden Spezies ihre Rolle gespielt und ihr eine größere oder geringere Überlegenheit im Kampf ums Dasein gegeben haben. Auch denjenigen „zweckmäßigen“ Struktureigentümlichkeiten gegenüber, deren Entstehung durch die Theorie der direkten Anpassung in einer viele Forscher befriedigenden Weise erklärt wird, wird man nicht auskommen können, ohne ihnen eine entscheidende Bedeutung für die Phylogenie der Spezies beizumessen[2]).

---

1) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl. 1909, 1.
2) Vgl. Detto, Die Theorie der direkten Anpassung. Jena 1904.

Die Erwägungen, welche die physiologische Pflanzenanatomie über die Eigenschaften und Leistungen der Zellen und Gewebe anstellt, gelten zunächst den normalen, gesunden Individuen. Dabei ist man aber nicht stehen geblieben. Einmal nötigte der Umstand, daß normale mit pathologisch leicht veränderten und ausgesprochen krankhaften Strukturen durch kontinuierliche Reihen vermittelnder Formen sich verbunden zeigen, und alle Versuche, das „Normale" von dem „Abnormen" mit einer alle Zweifel ausschließenden Schärfe voneinander abzugrenzen, vergebliche Mühe blieben (s. o. S. 2), die Forscher dazu, auch bei den Struktureigentümlichkeiten derjenigen Exemplare, die nicht mehr normal zu sein schienen, nach besonderen zweckmäßig wirkenden Strukturen zu fahnden; vollends wurde hierbei die fast mystische Lehre wirksam, daß Organismen auch schädigenden Einflüssen gegenüber nicht anders als zweckmäßig reagieren, ja daß sogar völlig fremdartige Reize, an deren Wirkung der Organismus keinesfalls irgendwie sich „anzupassen" Gelegenheit gehabt haben kann, zweckmäßige Regulationen auslösen können[1]), und das, was wir „Krankheit" nennen, schließlich nichts anderes als ein Komplex zweckmäßiger Abwehrreaktionen des Organismus sei.

Die Aufgabe, zu ermitteln, ob die abnormen Zellen- und Gewebestrukturen, die das Forschungsgebiet der **pathologischen Pflanzenanatomie** ausmachen, zweckmäßig für den Organismus zu funktionieren vermögen, begegnet nicht geringeren Schwierigkeiten als die physiologisch-anatomische Erforschung normaler Strukturen. Daß zum mindesten der normal entwickelte Organismus viele seinem Zweck gemäß wirkende Eigenschaften hat, ist klar und wird durch die Existenz und Entwicklung des Individuums ebenso wie durch die Fortdauer der Arten bewiesen; schwer zu beantworten aber ist in nicht wenigen Fällen die Frage, **welche** Eigenschaften der Organismus und insbesondere welche Struktureigentümlichkeiten seiner Zellen und Gewebe zweckmäßige genannt zu werden verdienen und vielleicht unerläßliche Voraussetzungen für die Existenz der Individuen und Arten darstellen. Daß man nicht allen Strukturen gegenüber erwarten darf, daß ein zweckmäßiges Wirken von ihnen ausgehe, hat Haberlandt eingehend auseinandergesetzt: eine nicht geringe Zahl von Merkmalen ist nach ihm als „nutzlos" zu betrachten; andererseits findet Haberlandt die Voraussetzung, „daß den einzelnen Formbestandteilen auch eine bestimmte Funktion zukommt, und daß jedem einzelnen morphologischen Merkmal eine funktionelle Bedeutung zuzusprechen ist," in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle zutreffend[2]); dieser Auffassung entspricht der bekannte Inhaltsreichtum seines Handbuches.

Unter den „funktionslosen" Struktureigentümlichkeiten nennt Haberlandt die „Korrelationsmerkmale" der Zellen und Gewebe: „die Ausführung einer bestimmten zweckmäßigen Einrichtung bedingt nebenher häufig das Zustandekommen von Merkmalen, welche zwecklos sind, die aber aus entwicklungsmechanischen Gründen nicht zu umgehen waren"[3]): von funktioneller Bedeutung ist nur die Verdickung, die die Wände der Steinzellen usw. erfahren, ihr geschichteter Bau aber ist für die mechanische Aufgabe jener Zellen belanglos und „bloß die notwendige Folge der Art und Weise, wie

---

1) Haberlandt, Über experimentelle Hervorrufung eines neuen Organs bei *Conocephalus ovatus* Tréc. (Festschr. f. Schwendener 1899, 104).
2) Haberlandt, a. a. O. 1909, 1 ff.
3) Haberlandt, a. a. O. 1909, 4.

das Dickenwachstum der Zellhaut vor sich geht". Leider ist unsere Einsicht in die Entwicklungsmechanik der pflanzlichen Zellen und Gewebe zurzeit noch viel zu dürftig, als daß — wie HABERLANDT sagt — die Korrelationsmerkmale immer leicht als solche für uns zu erkennen wären. Je gründlicher aber diese Einsicht wird, desto mehr Merkmale werden als Korrelationsmerkmale im Sinne HABERLANDTS erkannt werden; ja überhaupt werden bei immer mehr sich vertiefender Kenntnis von den Ursachen der bei den Lebewesen wahrgenommenen Gestaltungsvorgänge die Bemühungen um teleologische Deutung der resultierenden Zellen- und Gewebestrukturen als „Luxusteleologie"[1]) zurücktreten. Den von uns als abnorm beschriebenen Geweben gegenüber sind wir oft in der Lage angeben zu können, unter welchen äußeren Bedingungen und nach Einwirkung welcher Faktoren die sie kennzeichnenden Abweichungen von den normal gebauten Zellen zustande kommen. Die Kenntnisse, die sich aus der entwicklungsmechanischen Analyse und aus der vergleichenden Betrachtung verschiedener unter dem Einfluß gleicher oder ähnlicher Faktoren entstandenen Zellen- und Gewebeformen ergeben, werden sich auch bei der finalen Beurteilung der letzteren fruchtbar zeigen.

Aus allen wichtigeren Gruppen abnormer Pflanzengewebe lassen sich Fälle anführen, die von den Autoren als Beweisstücke für die Fähigkeit der Organismen, auch unter abnormen Verhältnissen zweckmäßig wirkende Zellen- und Gewebestrukturen zu produzieren, in Anspruch genommen worden sind. Wir wollen im folgenden diese Erörterungen über die wirkliche oder vermeintliche Zweckmäßigkeit pathologischer Strukturen revidieren, dabei aber auf diejenigen Fälle uns beschränken, die irgendein prinzipielles Interesse für sich in Anspruch nehmen können. Die Literatur, die sich mit Fragen der pathologischen Pflanzenanatomie beschäftigt, ist überaus reich an finalen Deutungen jeglicher Art, um so ärmer andererseits an Versuchen, die vorgeschlagenen Deutungen auch experimentell zu begründen. Es würde allzu weit führen und keineswegs klärend wirken, wenn wir alle Autoren, die zum finalen Verständnis abnormer Gewebebildungen etwas beizutragen zu haben glaubten, hier zu Worte kommen lassen wollten.

1. Etiolement.

Die Erscheinungen des Etiolements mögen an erster Stelle genannt sein. Die gestreckte Gestalt, welche die Internodien und Blattstiele vieler Pflanzen im Dunkeln annehmen, hat man als eine zweckmäßige bezeichnet[2]), da durch das gesteigerte Streckungswachstum „die speziell lichtbedürftigen Organe aus dem Dunkeln herausgehoben werden [JOST][3])"; allerdings können Sprosse oder Blätter, welche anfänglich unterirdisch sich entwickeln, durch gefördertes Längenwachstum der zum Etiolement befähigten, durch ihre Tropismen an die Erdoberfläche geleiteten Organe das Licht unter Umständen eher erreichen als ohne jene Wachstumsbeschleunigung

1) Vgl. ROUX, Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaften. Leipzig 1905, 89.

2) GODLEWSKI, Über die biologische Bedeutung der Etiolierungserscheinungen (Biol. Zentralbl. 1889, **9**, 481); DARWIN, FR., Etiolation as a phenomenon of adaptation in plants (Journal R. hortic. soc. 1896, **19**; vgl. Bot. Zeitg. 1896, Abt. I, **54**, 297).

3) JOST, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl. Jena 1913, 413.

möglich wäre; wer diesem Zeitgewinn eine entscheidende Bedeutung beimessen will, hat demnach das Recht, die im Dunkeln beobachtete Wachstumsbeschleunigung für eine zweckmäßige Reaktion der Pflanze zu erklären. Das Etiolement daraufhin „als eine Anpassung, als den Versuch der Pflanze .... der Dunkelheit zu entfliehen“ (Jost) zu betrachten, hieße meines Erachtens zu weit gehen.

Daß in den Dunkelzimmern unserer Laboratorien die etiolierenden Pflanzen keinen Nutzen von ihrem Etiolement haben, ist ja nicht zu erwarten; wichtiger ist, daß auch in der freien Natur von einem Profit nicht viel erkennbar ist: Wiesners Bemühungen, in der freien Natur Pflanzen aufzufinden, die infolge ungenügender Beleuchtung verkümmert waren, führten lediglich zur Aufdeckung etiolierter Keimlinge, die rasch zugrunde gehen und sich nur weiter entwickeln, wenn sie unter günstige Bedingungen geraten, und vereinzelter halbetiolierter Individuen[1]).

Die von Wiesner erörterte geringe Widerstandsfähigkeit etiolierter Pflanzen, von der man sich schon im Laboratorium leicht überzeugen kann, beweist, daß die etiolierten Pflanzen für den Kampf ums Dasein erheblich schlechter gewappnet sind als die normalen Individuen. Es kann nicht fraglich sein, daß diese Unterlegenheit wenigstens zum guten Teil durch die ins Forschungsgebiet der Anatomen gehörigen Eigenschaften der etiolierten Pflanzen sich erklärt. Die spärliche Ausbildung der mechanischen Gewebe spielt unzweifelhaft eine große Rolle unter ihnen. Ebensowenig kann für die anderen anatomischen Kennzeichen etiolierter Organe angenommen werden, daß sie jemals und unter irgendwelchen Umständen zweckmäßig wirken könnten; die Pflanzen werden durch sie nicht „dauerfähig“ gemacht, sondern büßen gerade durch sie an Dauerhaftigkeit beträchtlich ein.

Zu ähnlichen Resultaten kommt Göbel auf Grund morphologischer Betrachtungen[2]).

2. Aërenchym.

Als Aërenchym bezeichnet man die an verschiedenen Hydrophyten auftretenden, von sehr weiten Interzellularräumen durchsetzten Gewebe und nimmt dabei an, daß diese für die Luftversorgung der mit ihm ausgestatteten Pflanzen Bedeutung haben. Schenck[3]) bezeichnet das Aërenchym als ein dem Kork homologes Gewebe. Göbel[4]) weist darauf hin, daß auch das Holzkambium ganz ähnliche poröse Gewebe liefern kann, und schlägt vor, den Terminus Aërenchym nicht entwicklungsgeschichtlich, sondern ökologisch zu definieren. Haberlandt[5]) folgt dieser Auffassung und rechnet als lamellöses und spongiöses Aërenchym alle von großen Interstitien durchsetzten primären und sekundären Gewebe der Hydrophyten hierher.

Was die Textur des Gewebes und die Beschaffenheit der einzelnen Zellen betrifft, so steht das Aërenchym sehr vieler Pflanzen unzweifelhaft gewissen Formen unserer hyperhydrischen Gewebe sehr nahe: die lockere Schichtung der Zellen, der reichliche Luftgehalt, der zwischen ihnen festgehalten wird, der schmächtige und chromatophorenfreie (oder -arme)

---

1) Wiesner, Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907, 262 ff.
2) Göbel, Organographie, 2. Aufl. 1913, **1**, 12 ff.
3) Schenck, Über das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, **20**, 526).
4) Göbel, Pflanzenbiologische Schilderungen 1891, **2**, 256.
5) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl. 1909, 404.

Zellenleib sind die gemeinsamen Züge. In der Tat sind gar manche der in der physiologisch-anatomischen Literatur beschriebenen Aërenchyme nichts anderes als Lentizellen- und Rindenwucherungen; das gilt für die von Jost[1]) studierten Wucherungen der Palmenwurzeln (*Phoenix*-Arten u. a.) ebenso für wie die Wucherungen, die an den Achsen mancher Onagrazeen und Lythrazeen beobachtet werden: die „Aërenchym"wucherungen, die Lewakoffski[2]) und Schenck an den submersen Sproßteilen von *Lythrum salicaria*, *Epilobium hirsutum*, *Lycopus europaeus* u. a. entstehen sahen, bestehen aus abnorm vergrößerten Rindenzellen; überdies wachsen auch die Produkte des Korkmeristems zu langen, in radialer Richtung gestreckten Schläuchen aus[3]) — kurzum, es handelt sich um Gewebebildungen, die den an *Ribes aureum* u. a. beobachteten Rindenwucherungen histologisch und ätiologisch gleichzustellen sind; „das Phellogen obiger Sumpfgewächse — sagt Schenck — besitzt zweierlei Anlagen, und je nach der Beschaffenheit des Mediums wird die eine oder die andere zur Entwicklung gebracht." Mit den an *Lycopus* beobachteten Wucherungen vergleicht Schenck die Lentizellenwucherungen: „die im Wasser befindlichen Lentizellen zeichnen sich aus durch vermehrte Erzeugung der Füllzellen, welche sich in vielen Fällen radial bedeutend strecken und dadurch ein Gewebe erzeugen, das nach Form und Beschaffenheit dem Aërenchym beispielsweise von *Lycopus europaeus* völlig gleicht; die Füllzellen quellen gleichsam als weiße zarte Masse aus der Lentizellenöffnung heraus, während an den in der Luft entwickelten Organen die äußeren Füllzellen sich bald bräunen und absterben. Die Wasserlentizellen stellen somit gewissermaßen eine auf einzelne Stellen beschränkte Aërenchymbildung vor, und wenn man will, kann man ihre Füllzellgewebe auch unter den Begriff des Aërenchyms stellen."

Prüfen wir, auf welchen Erwägungen die Deutung des Aërenchyms als eines für die Luftversorgung der Pflanzen bedeutungsvollen Gewebes basiert, so finden wir, daß dabei in erster Linie der zwischen den Zellen gefundene Luftvorrat einerseits, andererseits die Bedingungen, unter welchen besagte Wucherungen entstehen, eine große Rolle gespielt haben. Was den zweiten Punkt betrifft, so haben offenbar manche Autoren aus der Tatsache, daß Benetzung mit Wasser die Wucherungen hervorruft, gefolgert, daß diese den aus der submersen Entwicklung sich ergebenden Übelständen — wirklichen oder vermeintlichen Übelständen — begegnen sollen, indem sie für Luft sorgen, deren unmittelbarer Einwirkung und Zuführung die benetzten Pflanzenteile entzogen sind. Damit ist freilich die Zweckmäßigkeit der an submersen Teilen entstehenden Neubildungen mehr vorausgesetzt als bewiesen worden. Was insbesondere die von Schenck u. a. als Aërenchym betrachteten Lentizellen- und Rindenwucherungen betrifft, so kann ihre Ätiologie die Vermutung, es könne sich bei ihrer Bildung um zweckmäßige Reaktionen des Pflanzenkörpers und

1) Jost, Ein Beitrag zur Kenntnis der Atmungsorgane der Pflanzen (Bot. Zeitg. 1887, **45**, 601). — Weitere Beiträge bei Karsten, Über die Mangrovevegetation im malayischen Archipel (Bibl. bot. 1891, **22**); Schoute, Die Pneumathoden von *Pandanus* (Ann. jard. bot. Buitenzorg 1910, 3. Suppl., pt. I, 216.

2) Lewakoffski, Über den Einfluß des Mediums auf die Form der Pflanzen (vgl. Bot. Jahresbericht 1873, 594). Vgl. ferner Witte, Über das Vorkommen aërenchymatischen Gewebes bei *Lysimachia vulgaris* L. (Bot. stud. tillägnade F. R. Kjellman, Upsala 1906); Glück, Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse 1911, **3**, 602.

3) Vgl. Mylius, Das Polyderm (Bibl. bot. 1913, **79**, 94 ff.).

um die Produktion bedeutungsvoller, die Luftversorgung sichernder oder erleichternder Gewebe handeln, schon deswegen nicht stützen, weil die Wucherungen nicht nur bei Berührung mit tropfbar flüssigem Wasser, sondern auch schon bei Aufenthalt im dampfgesättigten Raume entstehen, ja daß sie bei manchen Pflanzen an den submersen Teilen gar nicht oder nur unvollkommen und nur in feuchter Luft, also an Teilen der Pflanze, für welche die Luftversorgung an Schwierigkeiten nicht im geringsten gewonnen hat, sich mächtig entwickeln[1]). Bei der Entwicklung der Wucherungen in feuchter Luft handelt es sich aber nicht um eine Fortleitung des auf die submersen Teile wirkenden Reizes (Göbel, a. a. O.), sondern um die Wirkung des in der Luft enthaltenen Wasserdampfes; das lehrt namentlich das Verhalten derjenigen Zweigstücke, die man ohne jede Berührung mit Wasser in feuchter Luft ihre Wucherungen bilden läßt. Schließlich ist daran zu erinnern, daß Wieler[2]) auf Grund anatomischer und experimenteller Untersuchungen die Fähigkeit der Wucherungen so zu funktionieren, wie die Theorie es fordert, bestreiten mußte.

Wir kommen zu dem Schluß, daß kein Grund vorliegt, den aërenchymatösen Wucherungen irgendeine Bedeutung für Existenz und Gedeihen der Pflanzen beizumessen. Sie sind vielmehr als zwecklose Bildungen anzusprechen, ja sogar als schädliche, da sie äußerst kurzlebige, sehr wenig dauerfähige Anteile des Pflanzenkörpers darstellen, durch deren Tod Wunden und Infektionspforten an jenem geschaffen werden, und überdies bei ihrer Bildung (*Ribes aureum*) unzweifelhaft eine nicht geringe Stoffmenge der Pflanze entzogen wird[3]).

3. Wundheilung.

In der pflanzenanatomischen Literatur finden wir nicht selten das Wort Wundheilung in dem Sinne gebraucht, daß jede Reaktion der durch Trauma bloßgelegten Zellen als solche angesprochen wird. Eine Wundheilung liegt nun offenbar nur in denjenigen Fällen vor, in welchen irgendwelche Vorgänge den durch die Verwundung aufgehobenen „normalen“ Zustand der Zellen, Gewebe und Organe wiederherstellen oder die schädlichen Folgen, welche die Verwundung mit sich bringt, in irgendeiner anderen Weise beseitigen. Jene Autoren gehen also, wie es scheint, von der Auffassung aus, daß alle Veränderungen, die wir an Wundflächen beobachten, die soeben erwähnten Wirkungen für die Pflanze haben und somit als zweckmäßige Reaktionen der Pflanze angesprochen werden dürfen.

Ist diese Auffassung berechtigt?

Wunden bedeuten in mehr als einer Hinsicht eine Schädigung oder eine Gefahr für die Pflanze — ganz abgesehen von dem Substanzverlust, den die Resektion größerer oder kleinerer Teile des Organismus oder der durch Schnitt-, Stich-, Brand- oder andere Wunden veranlaßte Tod vieler

1) Vgl. Tubeuf, Über Lentizellenwucherungen (Aërenchym) an Holzgewächsen (Forstl.-naturwiss. Zeitschr. 1898, **7**, 405).

2) Wieler, Die Funktion der Pneumathoden und das Aërenchym (Jahrb. f. wiss. Bot. 1898, **32**, 503, 510). Vgl. ferner die kritischen Bemerkungen Selibers (Variationen von *Jussieua repens* mit besonderer Berücksichtigung des . . . . . Aërenchyms. Nova acta Leop.-Carol. Akad. 1905, **84**, Nr. 2). — Vgl. auch Detto, a. a. O. 1904, 185.

3) Küster, 1. Aufl. 1903, 79.

Zellen mit sich bringt: durch Verwundung werden Zellen aus dem Innern des Pflanzenkörpers bloßgelegt, die infolge der Beschaffenheit ihrer Wand erheblich mehr Wasserdampf in die Außenwelt gelangen lassen als die Zellen der Hautgewebe; andererseits öffnet die Wunde den äußeren Feinden der Pflanze, vor allem den parasitisch lebenden Pilzen, ansehnlich große Eingangspforten. Sind die Wundgewebe imstande, diesen Schädigungen Einhalt zu gebieten oder sie wenigstens zu reduzieren?

Die Frage ist zu bejahen. Vom Wundkork wissen wir, daß er nicht nur die Transpiration der Wunde herabsetzt, sondern daß er auch dem Eindringen der Mikroorganismen gleichsam einen Riegel vorschiebt. Diese Wirkung wird zunächst dadurch ermöglicht, daß sich Wundkork aus den verschiedensten Zellenformen, die gerade an einer Wundfläche liegen, als kohärente Gewebeschicht entwickeln kann, die unmittelbar an die normalen Hautgewebe des verletzten Pflanzenorganes ansetzt.

Zweitens kommen die physikalischen und chemischen Qualitäten verkorkter Wände, ihre geringe Durchlässigkeit für Wasser und ihre Widerstandsfähigkeit gegenüber den verschiedensten Lösungsmitteln in Betracht. Der Wundkork teilt diese wertvollen Eigenschaften mit den Membranen metakutisierter Zellen und wohl auch mit den „Vagin"-imprägnierten Zellwänden der Pteridophyten (s. o. S. 111).

Vermutlich ist der Wundkork auch dann für den Pflanzenkörper wertvoll, wenn durch ihn nekrotische Herde abgekapselt werden. Man hat angenommen, daß die von toten Gewebeanteilen her wirksamen Fermente der lebenden Nachbarschaft unter Umständen gefährlich werden können — ich erinnere an das früher (S. 312) über Nekrobiose Gesagte. Auch in denjenigen Fällen aber, in welchen derartige schädliche Wirkungen den in toten Zellen entstandenen Stoffen keinesfalls beizumessen sind, sind die nekrotischen Herde dadurch, daß sie Bakterienentwicklung im Pflanzenkörper ermöglichen, gefährlich für diesen; der sie umschalende Wundkork macht sie unschädlich.

Die Thyllen beanspruchen in diesem Zusammenhang zwar keine besondere Behandlung; sie gleichen den bisher besprochenen Wundgeweben darin, daß Öffnungen im Pflanzenkörper, die durch Verwundung frei gemacht worden sind — die Lumina der Gefäße — und mit ihnen Infektionspforten, die dem Organismus vielleicht gefährlich werden könnten, durch sie verschlossen werden; auch können die Thyllen, wie wir früher hörten, an der Bildung des Wundkorkes teilnehmen, dessen ökologische Bedeutung bereits diskutiert worden ist. Hiermit den „Sinn" der Thyllenbildung gefunden zu haben, wäre eine voreilige Meinung. Thyllen entstehen auch ohne jede Verwundung in Fällen, in welchen uns der durch sie bewirkte vollkommene oder unvollkommene Verschluß ganz jugendlicher Gefäße als zwecklos, wenn nicht als schädlich erscheinen muß; Thyllen entstehen in Sekretlücken, in Interzellularräumen und in anders gearteten Hohlräumen des Pflanzenkörpers, ohne daß ein Abschluß gegen die Außenwelt irgendwie in Betracht käme. Auch die Thyllen sind Gebilde, die unter Umständen[1]) wohl vorteil-

---

1) Zu Haberlandts Annahme, daß die thylloiden Füllungen in den Atemhöhlen (s. o. Fig. 45) durch Verschluß der Stomata und Herabsetzung der Transpiration für die unter Wassermangel leidenden Individuen wertvoll werden können, vgl. auch die oben (S. 84) geäußerten Zweifel.

haft für die Pflanze wirken können, aber keineswegs in jedem Fall solches tun[1]).

Die Thyllen gehören zu denjenigen Gebilden, welche mit demselben Recht zu pathologischen Produkten des Pflanzenkörpers wie zu den am „normalen" Individuum auftretenden Alterserscheinungen gerechnet werden (Thyllenbildung im Kernholz u. a.).

Auch manchen andern Alterserscheinungen gegenüber ist es bei den Versuchen, „ökologische" Deutungen für sie zu finden, meines Erachtens nicht immer ohne Zwang abgegangen. —

Schließlich noch ein Wort über die Harze. Sie sind Stoffe, die für den Organismus, der sie produziert, keinen Wert mehr haben, sind Exkrete. Welche Bedeutung die Stoffwechselvorgänge, als deren Produkt die Harze entstehen, für den Organismus haben, wissen wir nicht; falls von einer solchen überhaupt die Rede sein kann, so liegt sie vermutlich nicht in den Qualitäten des die Harzgänge usw. erfüllenden Endproduktes. Dem widerspricht es durchaus nicht, wenn wir einräumen, daß recht wohl Umstände eintreten können, unter welchen die Harze den Pflanzen Vorteile bringen. Solche Umstände werden vielleicht bei manchen Verwundungen realisiert: der primäre Harzfluß liefert Harzmassen, welche die Wundfläche sogleich verdecken und wie ein erster Verband wirken mögen; der reichlich sickernde sekundäre Harzfluß freilich tritt erst wochenlang nach der Verwundung ein, und es muß daher fraglich bleiben, ob durch ihn und die ihm vorausgehenden Gewebeveränderungen nicht mehr zerstört als geheilt und gerettet wird[2]).

Da viele Pflanzen ihre Wunden auch ohne Hilfe von Harzbildung zu schließen vermögen, muß es ferner fraglich bleiben, wieviel von dem an Nadelhölzern u. a. wahrgenommenen günstigen Heilverlauf der Wirkung der Harze gutzuschreiben ist.

Harze und ebenso Kernholzgummi vermögen Holz derart zu imprägnieren, daß es für Parasiten schwer zugänglich oder unzugänglich wird. Auch diese vorteilhafte Wirkung ist aber eine nur beschränkte[3]).

4. Ersatzhydathoden.

Versuche, welche über die Wirkung von Giften auf das empfindliche Gewebe der Hydathoden und das Verhalten der Pflanzen nach Zerstörung des letzteren Aufschluß geben sollten, hat HABERLANDT an *Conocephalus ovatus* und *C. suaveolens* angestellt[4]).

Seine Methode bestand darin, daß er die Blätter seiner Versuchspflanzen mit 0,1% alkoholischer Sublimatlösung bepinselte. Einige Tage

1) Vgl. auch die kritischen Äußerungen von RAATZ, Über Thyllenbildungen in den Tracheïden der Koniferenhölzer (Ber. d. D. bot. Ges. 1892, **10**, 183). Vermutungen über die Thyllen als zweckmäßig funktionierende Gebilde z. B. bei v. ALTEN, Krit. Bemerkungen über neue Ansichten über die Thyllen (Bot. Zeitg. 1909, Abt. I, **67**, 5) und PORSCH, Die Anatomie der Nähr- und Haftwurzeln von *Philodendron selloum* C. KOCH (Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-physik. Kl. 1911, **79**, 441).

2) Vgl. die kritischen Äußerungen von REINITZER, Die Harze als pflanzliche Abfallstoffe (Mitteil. naturwiss. Ver. Steiermark 1914, **50**, 8; vgl. Bot. Zentralbl. 1915, **128**, 236).

3) REINITZER, a. a. O. 1914.

4) HABERLANDT, Über experimentelle Hervorrufung eines neuen Organs bei *Conocephalus ovatus* TRÉC. (Festschr. f. SCHWENDENER 1899, 104).

nach Vergiftung der Hydathoden bildeten sich dort, wo auf den jungen unausgewachsenen Blättern Gruppen von vergänglichen Drüsenhaaren gestanden hatten, dichte Büschel von farblosen Schläuchen, wie sie in Fig. 207 dargestellt sind. An ihrer Entstehung waren besonders die Leitparenchymzellen, welche die Gefäßbündel umscheiden, beteiligt.

„An einer rund umschriebenen Stelle strecken sich diese Zellen in antiklinen Kurven und wachsen zu langen Schläuchen aus, welche in ihren unteren Teilen lückenlos miteinander verbunden bleiben und ziemlich zahlreiche perikline und zum Teil auch antikline Teilungen erfahren. So kommt zunächst ein flachkegel- oder scheibenförmiger Gewebekörper zustande, der das darüber befindliche Blattgewebe (Palissaden- und Wassergewebe, Epidermis) durchbricht. Dann wachsen die Schläuche in ihren oberen Teilen zu langen, wurzelhaarähnlichen farblosen Haaren aus, die pinselförmig auseinander treten. An ihrem Ende nicht selten keulenförmig angeschwollen, besitzen sie einen lebenden plasmatischen Wand-

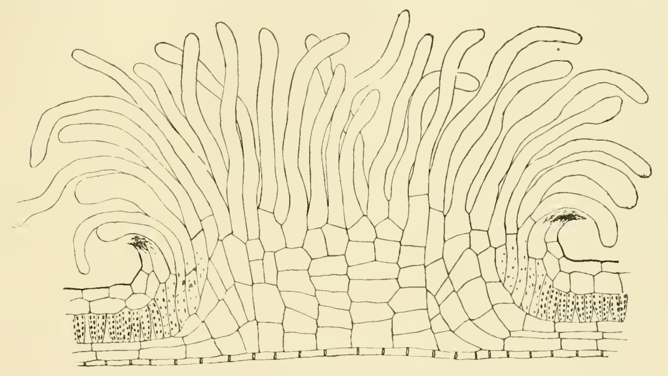


Fig. 207.
HABERLANDTS Ersatzhydathoden auf den Blättern von *Conocephalus ovatus*. Nach HABERLANDT.

belag mit rundlichem Zellkern. Am Rande des scheibenförmigen Gewebekörpers strecken sich häufig auch mehrere Reihen von Palissadenzellen in die Länge. Ihre Chlorophyllkörner degenerieren gewöhnlich schon vorher oder bleiben höchstens in den unteren Teilen der Schläuche erhalten“[1]). Außer den Palissadenzellen können auch Wassergewebszellen und Holzparenchymzellen aus den Gefäßbündeln an dem Wachstum teilnehmen. Nach ungefähr einer Woche gehen die zarten Neubildungen zugrunde und werden ersetzt durch Wucherungen auf der Blattunterseite, aus deren Epidermis und Wassergewebsschicht ein- oder mehrzellige Wasserblasen entstehen; HABERLANDT vergleicht sie mit den gleichnamigen Organen des *Mesembrianthemum crystallinum*.

Die Tatsache, daß die Blätter des *Conocephalus* an den ausgebildeten Haarrasen Wasser ausscheiden, führt HABERLANDT dazu, in ihnen zweck-

1) HABERLANDT, a. a. O. 1899, 109, 110.

mäßig funktionierende Hydathoden zu sehen, die die Pflanze nach Zerstörung ihrer typischen Wasserausscheidungsorgane sich gebildet hat. Besonderes Interesse beansprucht diese Reaktion nach HABERLANDT deswegen, weil wir bei ihr „ganz neue Wasserausscheidungsorgane von wesentlich anderem histologischem Bau und anderer entwicklungsgeschichtlicher Herkunft, wie sie im normalen Entwicklungsgang der Pflanze niemals auftreten", auf einen „unvorhergesehenen Eingriff" in die Lebensfunktionen der Pflanze „ganz plötzlich, ohne früheres Vorhandensein einer rudimentären Anfangsbildung, ohne Vermittlung von sich allmählich vervollkommnenden Übergangsstufen und ohne die geringste Mitwirkung der Naturzüchtung entstehen" sehen.

Wie ich[1]) bereits früher hervorgehoben habe, ist in den von HABERLANDT beschriebenen „Ersatzhydathoden" nichts anderes zu sehen als lokale Kalluswucherungen, die nach lokaler Schädigung des Blattoberfläche durch Vergiftung und Abtötung der Hydathoden sich entwickelt haben, und die vom ökologischen Standpunkt aus nicht anders beurteilt werden können als beliebige andere Kalluswucherungen. Sie stimmen in ihrer Ätiologie durchaus mit den früher beschriebenen lokalen Kallushäufchen überein, die man durch lokale Gewebevergiftung an den Blättern von *Brassica oleracea* erzeugen kann (s. o. Fig. 198). In der Form der Zellen erinnern freilich die HABERLANDTschen Gebilde mehr an Intumeszenzen (vgl. Fig. 19); doch wissen wir, daß namentlich Kalluswucherungen des Grundgewebes zur Produktion langer fadenartiger Elemente neigen (s. o. Fig. 29 u. 30). Mit vielen Kalluswucherungen und den Intumeszenzen stimmen übrigens die Ersatzhydathoden auch hinsichtlich ihrer geringen Dauerfähigkeit, ihrer Kurzlebigkeit überein. Auch durch ihre Fähigkeit zum Wasserausscheiden unterscheiden sich schließlich die „Ersatzhydathoden" nicht prinzipiell von den Kallusgeweben und den Intumeszenzen: auch an diesen wird zuweilen die gleiche Fähigkeit wahrgenommen.

Die Ähnlichkeit zwischen den „Ersatzhydathoden" des *Conocephalus* und manchen Intumeszenzen ist auch HABERLANDT nicht entgangen und führt diesen Forscher zu der Vermutung, daß vielleicht auch die Intumeszenzen, wie sie an *Cassia*, *Vitis* u. a. beobachtet worden sind, als „unvollkommene Ansätze zu einer Selbstregulation" zu bewerten seien. Diesen Deutungsversuch halte ich für wenig glücklich: alles, was wir über die Intumeszenzen wissen, verbietet uns, sie als „zweckmäßig" funktionierende Gebilde, welche die durch Wasserüberschuß gefährdete Pflanze schützen, oder auch nur als unvollkommene Ansätze zu solchen zu betrachten; anstatt mit den normalen Hydathoden müssen sie vielmehr mit den Rindenwucherungen u. ähnl. in eine Reihe gestellt werden, wie es oben geschehen ist. Daß auch diese keine für das Ganze zweckmäßig wirkende Teile sind, vielmehr schädigenden Agentien verschiedenster Art den Zutritt ins Innere der Pflanze öffnen, geht aus dem früher Gesagten bereits hervor.

Wasserabgebende Ersatzorgane hat HILL in den oben S. 354 erwähnten abnormen Haaren von *Tropaeolum* sehen zu dürfen geglaubt.

---

1) KÜSTER, Beiträge zur Anatomie der Gallen (Flora 1900, **87**, 117); 1. Aufl. 1903, 89; vgl. auch COPELAND, HABERLANDTS new organ on *Conocephalus* (Bot. Gaz. 1902, **33**, 300).

5. Paravarianten.

Die anatomischen Unterschiede der unter verschiedenen Standortsbedingungen sich entwickelnden Pflanzen schwanken offenbar dann innerhalb der weitesten Grenzen, wenn es sich um Unterschiede in der Menge des den Pflanzen zur Verfügung stehenden Wassers, um Bewohner trockener und feuchter Lokalitäten, um Xerophyten oder Hygrophyten (einschließlich der Hydrophyten) handelt. Die Xerophyten sind im allgemeinen durch starke Epidermiswände und kräftige Kutikula, oft durch eingesenkte Spaltöffnungen und starke Behaarung, ferner durch kräftige Entwicklung der mechanischen Gewebe und der Palissadenschichten, Reduktion des Schwammgewebes und überhaupt interstitienreicher Gewebeformen und oft durch reichliche Entwicklung sekundärer Gewebe, auch des Korkes, gekennzeichnet; die Bewohner feuchter Lokalitäten hingegen weisen relativ zarte Epidermiswände und schwache Kutikula auf; ihre Stomata sind kaum oder gar nicht eingesenkt; ihre Behaarung ist schwach oder fehlt, desgleichen die Palissaden und das mechanische Gewebe; die Schwammgewebe hingegen sind reichlich entwickelt, die Interzellularräume oft außerordentlich groß; die Entwicklung der sekundären Gewebe bleibt schwächlich. Durch alle möglichen Abstufungen sehen wir den Bau der typischen Xerophyten mit dem der typischen Hydrophyten sich verbinden — nicht nur in dem Sinne, daß viele Arten zwischen denjenigen Formen, die als Endglieder der Reihe betrachtet werden können, vermitteln (Mesophyten), sondern auch in der Weise, daß die der nämlichen Spezies angehörigen Individuen sich je nach den Standortsverhältnissen bald mehr bald weniger xerophytisch oder hydrophytisch gebaut zeigen. Nur die zweite Gruppe von Mittelstufen ist hier zu betrachten. Wir wollen mit Detto[1] „Veränderungen der Struktur, in denen sich solche Annäherungen oder Angleichungen an einen anderen Typus zeigen, ohne Rücksicht auf ihren ökologischen Wert Paravarianten nennen, um damit den in diesen Erscheinungen zur Geltung kommenden morphologischen Parallelismus anzudeuten. Im Sinne einer klaren begrifflichen Erfassung wird es ferner liegen, wenn wir zwischen progressiven und regressiven Paravarianten unterscheiden, indem unter progressiven die Veränderungen in der Richtung zum xerophilen, unter regressiven die zum hydrophilen Typus hin zu verstehen sind"; — diese Bezeichnung rechtfertigt sich dadurch, daß die Annäherung an den xerophilen Typus sich durch Fortschreiten in der Zellen- und Gewebedifferenzierung kennzeichnet, die Annäherung an den hydrophilen durch Ausbleiben der Differenzierungsvorgänge.

Die Frage ist, ob die Strukturen der Paravarianten als Anpassungen aufzufassen sind, und ob wir Grund zu der Annahme haben, daß der bei den regressiven Paravarianten wahrgenommene Verlust eine den hydrophilen Standortsverhältnissen angemessene Steigerung der Funktionstauglichkeit mit sich bringt.

* *
*

1) Detto, Die Theorie der direkten Anpassung usw. Jena 1904, 148. — Detto hat die von mir (1903, 1. Aufl.) vertretene Auffassung von den Paravarianten eingehend begründet und an zahlreichen Beispielen erläutert; ich werde auf sein Werk mehrfach zu verweisen haben.

Diejenige Paravariante, die in den letzten Jahren die meisten Autoren beschäftigt hat, und deren Bedeutung am lebhaftesten umstritten worden ist, stellen die Sonnen- und Schattenblätter dar, d. h. diejenigen Varianten des Laubblattes, die an stark und schwach belichteten Exemplaren oder an stark und schwach belichteten Teilen eines und desselben Individuum sich finden können.

Sonnen- und Schattenblätter lassen sich bei Kräutern und bei Holzgewächsen beobachten; wir werden im folgenden auf die an den Laubbäumen sich entwickelnden Varianten Bezug nehmen, deren Kronen an hinreichend hellen Standorten im Innern Schattenblätter, an den peripherischen Teilen Sonnenblätter produzieren.

Die Sonnenblätter stellen die progressive, die Schattenblätter die regressive Variante dar.

Die Sonnenblätter sind durch relativ kräftige Kutikula und event. starke Behaarung ausgezeichnet. Die Palissaden sind mächtig entwickelt, das Schwammgewebe ist spärlich, und seine Interstitien sind nur mäßig umfangreich. Bei den Schattenblättern zeigen sich in allen Punkten Abwandlungen nach der Minus-Seite: Kutikula und Behaarung werden schwächer, die Palissaden kleiner, die Zahl ihrer Schichten nimmt ab, etwa vorhandene Schleimzellen treten zurück. Das Schwammparenchym ist reichlich entwickelt und meist von mächtigen Interzellularen durchsetzt, die einzelnen Zellen sind zuweilen parallel zur Oberfläche des Blattes gestreckt (vgl. Fig. 140 *c*). Wie wir schon früher hörten, weist das Nervennetz der Sonnenblattspreiten engere Maschen auf als das der Schattenblätter[1]).

Sieht man von der erwähnten Streckung der Schwammgewebszellen ab, die, wie schon Stahl hervorhebt, auf die Einwirkung mechanischer Faktoren zurückzuführen und als passives Wachstum anzusprechen ist, so finden wir, daß alle genannten histologischen Charaktere denjenigen entsprechen, die wir oben bei Behandlung der Hypoplasien oder Hemmungsbildungen als den Effekt der verschiedensten Faktoren zu erläutern gehabt haben. Die Übereinstimmung ist eine so vollständige, daß sie zu einer prinzipiellen Gleichstellung der Schattenblätter mit den durch Nahrungsmangel, Dunkelkultur, Parasiteninfektion u. a. hervorgerufenen Hemmungsbildungen drängt[2]).

Gegen die Auffassung, daß die Schattenblätter hinsichtlich ihrer Gewebestruktur als Hemmungsbildungen zu betrachten seien, hat man Beobachtungen und Erwägungen verschiedener Art ins Feld geführt.

Zunächst ist auf die neuen kausalen Ermittlungen hinzuweisen, die Nordhausen gelungen sind[3]). Nordhausen entnahm den Kronen verschie-

1) Literatur über das Schattenblatt: Stahl, Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms (Bot. Zeitg. 1880, **38**, 868); Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter (Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1883, **16**, 1); Pick, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes (Bot. Zentralbl. 1882, **11**, 400); Detto, a. a. O. 1904, 173 ff. Weitere Arbeiten werden noch in den nächsten Anmerkungen zu nennen sein. Vgl. auch die Literaturlisten von Schramm (Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Laubpflanzen (Flora 1912, **104**, 225) und Gaulhofer, Über die anatomische Eignung der Sonnen- und Schattenblätter zur Lichtperzeption (Ber. d. D. bot. Ges. 1908, **26a**, 484).

2) Küster, 1. Aufl. 1903, 49 ff.

3) Nordhausen, Über Sonnen- und Schattenblätter (Ber. d. D. bot. Ges. 1903, **21**, 30); s. auch Über Sonnen- und Schattenblätter, 2. Mitteilung (ibid. 1912, **30**,

dener Laubbäume (*Fagus* u. a.) Sonnen- und Schattenzweige, stellte sie in Wasser und untersuchte nach Entfaltung der Knospen die neuen Blätter. Dabei stellte sich heraus, daß die Knospen der Schattenzweige Schattenblätter, die Knospen der Sonnenzweige Sonnenblätter lieferten — auch wenn diese wie jene an gleich hell belichteten Lokalitäten sich entwickelt hatten. Demnach waren die Verhältnisse, die in der vorangehenden Vegetationsperiode geherrscht hatten, maßgebend für die Qualität der neuen Blätter geblieben, und den Blattanlagen war schon innerhalb der Knospe eine bestimmte Struktur induziert. Die Annahme aber, daß Hypoplasien induziert werden können, dürfte — wie DETTO[1]) mit Recht hervorhebt — große Schwierigkeiten bereiten.

NORDHAUSENS Befunde sind meines Erachtens nicht imstande, unsere Auffassung der Schattenblattstruktur zu widerlegen. Es ist bekannt und früher (s. o. S. 216 ff.) an zahlreichen Beispielen erläutert worden, daß Hemmungsbildungen durch Einflüsse der verschiedensten Art hervorgerufen werden können. Es wäre demnach nicht überraschend, wenn typische Schattenblattstruktur in einem Falle als die Folge schwacher Belichtung, in einem anderen als die Folge bescheidener Versorgung mit früher gespeicherten Baumaterialien zustande käme. Eine solche ist aber für die Blätter der Schattenzweige keineswegs unwahrscheinlich, da ihre Achsen — ich untersuchte Zweige von *Fagus* — hinsichtlich ihres Stärkegehaltes sich sehr erheblich von den der Sonnenzweige unterscheiden[2]).

Weiterhin wäre auf die physiologischen Untersuchungen über die Sonnen- und Schattenblätter einzugehen, da ihre Ergebnisse von den Autoren mehrfach zur Beantwortung der Frage, ob Schattenblätter als Hypoplasien bewertet werden dürfen, herangezogen worden sind. Was leisten diese und jene Form der Blätter bei starker und bei mäßiger Insolation für die Pflanze?

Experimentelle Prüfung der Frage hat zuerst ARNO MÜLLER[3]) angestellt; im Schatten sind nach ihm die Schattenblätter — auf die Flächeneinheit berechnet — zu ebenso starker Assimilationstätigkeit befähigt wie die Sonnenblätter; auf die Trockensubstanz berechnet erweist sich aber ihre Leistungsfähigkeit doppelt so hoch wie die der Sonnenblätter. In direktem Sonnenlicht assimilieren die Sonnenblätter — auf Flächeneinheit berechnet — besser als die Schattenblätter; auf die Trockensubstanz berechnet, bleiben ihre Leistungen hinter den der letzteren zurück.

LEININGEN stellte den Aschengehalt der Sonnen- und Schattenblätter fest und fand ihn — bezogen auf Flächeneinheit — bei diesen höher als bei jenen[4]); das läßt auf kräftige Transpirationstätigkeit der Schatten-

483). ENGLER fand, daß Sonnen- und Schattenexemplare der Buche noch jahrelang nach Verpflanzung in entgegengesetzte Lichtverhältnisse ihre Eigentümlichkeiten beibehalten (Untersuchungen über den Laubausbruch usw. der Buche und einiger anderer Laubhölzer. Mitteil. schweiz. Zentralanstalt forstl. Versuchsw. 1911).

1) DETTO, a. a. O. 1904, 178.

2) KÜSTER im Jahresbericht über die Neuerungen und Leistungen auf dem Gebiet der Pflanzenkrankheiten 1903, **6**, 6. Dasselbe fand später auch FAHRENHOLTZ (1913, s. u. S. 412). Vgl. ferner KLEBS, Über das Treiben der einheimischen Bäume speziell der Buche (Abhandl. Heidelberger Akad. Wiss., Mathem.-naturwiss. Kl., 3. Abhandl. 1914, 80).

3) MÜLLER, ARNO, Die Assimilationsgröße bei Zucker- und Stärkeblättern. Dissertation, Jena 1904 (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **40**, 443).

4) LEININGEN, GRAF ZU, Licht- und Schattenblätter der Buche (Naturwiss. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtsch. 1905, **3**).

blätter und auf gute Versorgung der letzteren mit Mineralbestandteilen schließen, und in der Tat fand BRENNER[1]), daß Schattenblätter von *Quercus pedunculata* stärker transpirieren als Sonnenblätter. Andererseits beobachtete GÉNEAU DE LAMARLIÈRE, daß selbst unter gleichen äußeren Bedingungen die Sonnenblätter stärker transpirieren als die Schattenblätter[2]). Dasselbe fanden BERGEN[3]) und HESSELMAN[4]); an sonnigen Plätzen kann die Transpiration der Sonnenblätter bis auf das Zehnfache des an schattigen Plätzen von den Schattenblättern Geleisteten steigen, während WIESNER wiederum sich noch unlängst in entgegengesetztem Sinne äußerte: „die Sonnenblätter transpirieren unter sonst gleichen Verhältnissen weniger als die ‚Schattenblätter' desselben Baumes, überhaupt derselben Pflanzenart. Wir sehen das der Sonnenbeleuchtung ausgesetzte Laub, die ‚Sonnenblätter', sich so umgestalten, daß es sich, wie es ja der Bestand der betreffenden Pflanze fordert, vor zu starker Verdunstung schützt"[5]). —

Untersuchungen über die Assimilations- und Transpirationsleistungen der nach NORDHAUSENS Methode aus Schattenzweigen und Sonnenzweigen gewonnenen Blätter fehlen noch ganz.

Die Frage, ob die Pflanze an schattigen Standorten durch Entwicklung typischer Schattenblätter Organe produziert, die unter den gegebenen Verhältnissen mehr für sie leisten als die andere Form, die Sonnenblätter, ist, wie wir sehen, noch nicht als widerspruchsfrei beantwortet zu betrachten. Ihre Lösung hat übrigens mit der uns beschäftigenden Frage, ob die Schattenblätter als Hypoplasien oder Hemmungsbildungen zu betrachten sind oder nicht, keineswegs so viel zu tun, wie manche Autoren zu glauben scheinen[6]). Auch wenn sich die Schattenblätter als noch so zweckmäßig funktionierende, den Sonnenblättern an schattigen Plätzen physiologisch noch so weit überlegene Gebilde erkennen lassen sollten, so beweist das gegen ihren hypoplastischen Charakter nicht das geringste; denn auch Hemmungsbildungen können durchaus zweckmäßig funktionierende Anteile des Organismus ausmachen[7]). Es wäre daher aus mehr als einem Grunde unzulässig, in der Bildung von verschieden gebauten Sonnen- und Schattenblättern den Ausdruck einer besonderen Anpassungsfähigkeit und einen Beweis für die Fähigkeit der Pflanze zu finden, das jeweils zweckmäßige zu entwickeln. —

Was für die Spreiten der Schattenblätter gilt, gilt auch für die anderen Teile der Schattenzweige: FAHRENHOLTZ[8]) hat ihre Achsen eingehend untersucht, und bei der Ausbildung des Periderms, der Steinzellen, der Bastfasern und des Holzkörpers dieselben quantitativen und qualitativen Hypoplasien gefunden, die — wie wir gesehen haben — das Resultat der verschiedensten Ernährungsanomalien sein können. — Versuche, auch die Hypoplasien

---

1) BRENNER, Klima und Blatt bei der Gattung *Quercus* (Flora 1902, **90**, 114).

2) GÉNEAU DE LAMARLIÈRE, Rech. physiol. sur les feuilles dével. à l'ombre et au soleil (Rev. gén. de bot. 1896, **8**, 481).

3) BERGEN, Transpiration of sun leaves and shade leaves of *Olea europaea* and other broad-leaved evergreens (Bot. gaz. 1904, **38**, 285).

4) HESSELMAN, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen (Beih. z. bot. Zentralbl. 1904, **17**, 311).

5) WIESNER, Biologie der Pflanzen, 3. Aufl. 1913, 14.

6) Vgl. z. B. NEGER, Biologie der Pflanzen 1913, 99 ff.

7) Vgl. DETTO, a. a. O. 1904, 178.

8) FAHRENHOLTZ, Über den Einfluß von Licht und Schatten auf Sprosse und Holzpflanzen. Dissertation, Kiel 1913 (Beih. z. bot. Zentralbl. 1913, Abt. I, **31**, 90).

der Schattenachsen als zweckmäßige Strukturen zu rechtfertigen, sind bisher nicht gemacht worden.

* * *

Wir haben unsere Erörterungen über die Paravarianten mit der Diskussion über Sonnen- und Schattenblätter begonnen, weil es sich bei ihnen um relativ gut erforschte und nach den verschiedensten Gesichtspunkten schon wiederholt behandelte Varianten handelt.

Wir wenden uns jetzt anderen, zum Teil erheblich stärker voneinander unterschiedenen Varianten zu, und knüpfen dabei an das an, was uns die Prüfung der Sonnen- und Schattenblätter gelehrt hat — an das Resultat, daß die Strukturen der Schattenblätter kein Sichanpassen der Pflanze an bestimmte Lichtverhältnisse bekunden, sondern uns nur das unvermeidliche Produkt einer Hemmung zeigen.

Durch diese Erkenntnis wird mancher finalen Spekulation der Boden entzogen.

Daß alpine Arten[1]) bei der Kultur in der Ebene sich derart umwandeln, daß sie typischen Schattenblättern ähnlich werden (Bonnier u. a.), erscheint in Anbetracht der unterschiedlichen Licht- und Feuchtigkeitsverhältnisse an Standorten beiderlei Art nicht gerade überraschend, und wir bedürfen keiner komplizierten Erklärung dafür, daß unter Wasser gebrachte Landpflanzen Blattspreiten von der homogenen Struktur der „Schattenblätter" entwickeln. Schenck[2]) scheint freilich auch in Erscheinungen der letzten Art eine den abnormen Verhältnissen angepaßte, „zweckmäßige" Strukturabwandlung zu finden: „die untergetauchten Gewächse leben in einem Medium, welches die Lichtstrahlen stärker absorbiert als die Luft, in einem Medium, das somit in ihm lebenden Pflanzen nur diffuses Licht zur Verfügung stellt. Es müssen sich somit die Wasserpflanzen, wie Schattenpflanzen bezüglich der Ausbildung des Assimilationsgewebes verhalten."

Meines Erachtens fehlt bis jetzt jede Veranlassung, in den Mesophyllstrukturen der submers erwachsenen Pflanzenteile etwas anderes als Hemmungsbildungen, d. h. im Vergleich zum „Normalen" mangelhaft entwickelte Gewebe zu erkennen (vgl. Fig. 143).

Fig. 208, die den Querschnitt durch den Blattzipfel der Landform von *Ranunculus fluitans* neben dem durch das Wasserformblatt darstellt, soll den Vergleich zwischen der Blattstruktur von Gewächsen, die als typische Wasserbewohner bekannt sind, und solchen, welche nur unter dem Zwang des Experiments oder ungünstiger äußerer Verhältnisse zu

1) Vgl. z. B. Bonnier, Sur la struct. des pl. du Spitzberg et de l'île Jan-Mayen (C. R. Acad. Sc. Paris 1894, **118**, 1427; vgl. Bot. Zeitg. 1895, Abt. II, **53**, 191); Rech. expér. s. l'adaptation des pl. au climat alpin (Ann. sc. nat. 1895, sér. 7, **20**, 217); Schimper, Pflanzengeographie 1898, 749; Wagner, A., Zur Kenntnis des Blattbaues der Alpenpflanzen und dessen biologische Bedeutung (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Mathem.-naturwiss. Kl. 1892, **101**, Abt. I, 487); Kerner, Pflanzenleben 1891, **2**, 507; Leist, Über den Einfluß des alpinen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter (Mitt. naturf. Ges. Bern 1889); Steenström, Über das Vorkommen derselben Arten in verschiedenen Klimaten usw. (Flora 1895, **80**, 117); Schröter, C., Das Pflanzenleben der Alpen 1908, 639 ff.; dort auch Mitteilungen über das Festhalten alpiner Charaktere bei den in der Ebene erzogenen Nachkommen.

2) Schenck, Über Strukturänderung submers vegetierender Landpflanzen (Ber. d. D. bot. Ges. 1884, **2**, 481).

„Wasserpflanzen“ werden (Fig. 143), ermöglichen. In beiden Fällen kommen Mesophyllzellen von einfachster, kugeliger Form zustande. Diese Übereinstimmung macht aber den experimentellen Beweis, daß die kugelige Zelle unter den Luftverhältnissen, wie sie submersen Pflanzenteilen geboten werden, besser funktioniere als die Palissadenzellen, um so weniger überflüssig, als das Auftreten jener einfachen Zellenform, wie wir gesehen haben, weder eine spezifische Wirkung des diffusen Lichtes noch die des Wasserlebens darstellt. Daß dieser Beweis die hier vertretene Beurteilung der Minus-Varianten nicht ad absurdum führen könnte, wurde bereits erledigt.

Welche komplizierten Hilfsannahmen würden zur Vorbereitung einer teleologischen Deutung nötig werden, wenn nun auch noch diejenigen schattenblatt-ähnlichen Mesophyllstrukturen ins Licht „zweckmäßiger“ Reaktionen gestellt werden sollten, die unter dem Einfluß allzu großer

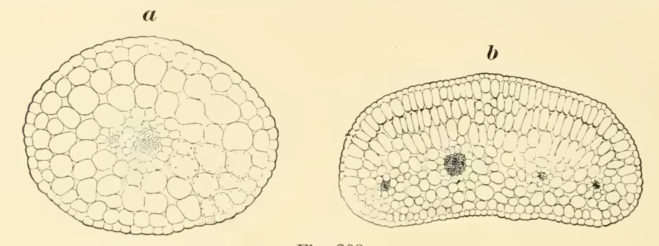


Fig. 208.
Hygrophile Paravariante; *Ranunculus fluitans.* Querschnitt durch den Blattzipfel, *a* der Wasserform (Vergr. 90), *b* der Landform (Vergr. 60). Nach SCHENCK.

Trockenheit, unter dem Einfluß des Kohlensäuremangels, nach Einwirkung tierischer Parasiten oder anderen Ernährungsstörungen entstehen?

Ähnliche Bedenken stehen der biologischen Deutung anderer Hemmungsbildungen im Wege.

Die unter Wasser vegetierenden Stengel von *Cardamine* entwickeln nach SCHENCK keine mechanischen Gewebe: „im Wasser ist ihre Ausbildung nicht nötig, denn dasselbe hält die Pflanze durch seine größere Dichtigkeit von selbst schon in der zum Lichte günstigen Stellung“[1]). Wie steht es aber mit den Pflanzen, die in feuchter Luft erwachsen und mechanisches Gewebe nicht ausbilden, oder gar mit den Versuchspflanzen THOUVENINS, bei welchen wir die Entwicklung mechanischen Gewebes gehemmt sehen, obwohl sie dieses doch ebenso oder gar in noch höherem Grade „nötig“ hätten, wie die unter normalen Bedingungen lebenden Exemplare. —

Ferner: durch mangelhafte Ausbildung der Markzylinder rücken in der Wasserform von *Cardamine* die Gefäßbündel etwas nach innen, „eine Tendenz, die bei den typischen Wasserpflanzen zur Bildung der axialen Leitbündelstränge geführt hat“. Eine solche Lagerung ist nach SCHENCK für die Wasserpflanzen „zweckmäßig“, indem dadurch die Zugfestigkeit der submers sich entwickelnden Achsenteile erhöht wird. Auch hier könnte es scheinen, als ließe sich die Abweichung der Wasserform von der nor-

1) SCHENCK, a. a. O. 1889, 483.

malen als eine besondere Anpassung deuten. Davon kann aber nach meiner Ansicht schon deswegen nicht die Rede sein, weil Aufenthalt im Wasser nicht gleichbedeutend sein kann mit Aufenthalt in fließendem Wasser, und nur in letzterem eine Inanspruchnahme auf Zug zustande kommt. Überdies muß es fraglich bleiben, ob die von SCHENCK beobachteten Strukturen wirklich zugfester sind als die der Landform, da die zentripetale Verlagerung der Leitbündel an sich keine Steigerung der Zugfestigkeit bedingen kann. Die Reduktion des Markes, durch welche die Gefäßbündel nach innen verschoben erscheinen, tritt nicht nur bei submersem Leben, sondern auch bei anderen Kulturbedingungen ein, z. B. an stark etiolierten Pflanzen vieler Arten.

Eine Grenze zwischen denjenigen hydrophilen Paravarianten, die aus irgendeinem Grunde als pathologische Strukturen angesprochen werden dürfen, und dem normalen Gewebebau typischer Wasserbewohner zu ziehen, ist durchaus unmöglich. Lehnen wir die finale Deutung der an „akzidentellen" Hydrophyten gefundenen Mesophyllstrukturen usw. ab, so müssen wir gleichzeitig bezweifeln, daß die oft geschilderte „Plastizität" der amphibischen Gewächse[1]) und die an submers lebenden Hydrophyten wahrgenommene Vereinfachung des Gewebebaues als das Resultat zweckmäßiger Anpassung zu gelten haben. Für Gewächse und Erscheinungen beiderlei Art liegt meines Erachtens durchaus kein Grund vor, von den Wirkungen einer direkten Anpassung zu sprechen. Zwar sind gerade für die Struktureigentümlichkeiten der Wasserpflanzen mehr als einmal finale Deutungen vorgeschlagen, und für alle Einzelheiten ihres histologischen Aufbaues ist die Meinung verfochten worden, daß durch jene die Wasserpflanzen den auf sie einwirkenden äußeren Umständen besonders gut Rechnung zu tragen befähigt würden. Vergessen wir aber nicht, daß an beweiskräftigen Versuchen, die über das Leistungsvermögen der Wasserpflanzengewebe und die physiologischen Bedürfnisse der Hydrophyten Auskunft geben, noch großer Mangel herrscht, und bisher hauptsächlich der Wunsch, Beispiele für die Wirkung direkter Anpassung erbringen zu können, der Vater manches Gedankens geworden ist.

* * *

Ähnliche Erwägungen wie die hydrophilen legen uns andere Paravarianten nahe, bei deren Schilderung wir uns kürzer fassen dürfen werden als bei jener.

Als halophile Paravariante ist diejenige zu bezeichnen, die durch den Chlornatriumgehalt des Bodens hervorgerufen werden kann.

Wir sprachen in dem der Entwicklungsmechanik gewidmeten Kapitel von den Erscheinungen der „künstlichen" Sukkulenz, die durch Zusatz von ClNa an Pflanzen erzielt werden kann, die unter normalen Entwicklungsbedingungen nichts von Sukkulenz erkennen lassen, und durch welche eben jene Versuchspflanzen den typischen Halophyten histologisch ähnlich werden. Für diese wie für die experimentell erzielten ClNa-Sukkulenten sind bereits Versuche gemacht worden, ihren Bau als zweckmäßige Variante

1) Vgl. z. B. HILDEBRAND, Über die Schwimmblätter von *Marsilia* und einigen anderen amphibischen Pflanzen (Bot. Zeitg. 1870, **28**, 1, 17); VOLKENS, Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane (Jahrb. bot. Gartens Berlin 1884, **3**); MASSART, L' accommodation individ. chez *Polygonum amphibium* (Bull. jard. bot. Bruxelles 1902, **1**); DETTO, a. a. O. 1904, 159 ff.

der typischen Strukturen zu erklären. Erinnert man sich daran, daß LESAGE[1]) und PETHYBRIDGE[2]) infolge der Kochsalzkultur bei vielen Arten keine sukkulente Veränderung, bei manchen aber Hemmung der Gewebsausbildung erzielten und eine Schädigung des Chlorophyllapparates beobachteten, so wird man mit DETTO geneigt sein, auch in den durch deutliche Zellvergrößerung gekennzeichneten Fällen „eher kataplastische Hypertrophien infolge ungünstiger Bedingungen als Anpassungen" zu sehen[3]).

Fig. 209 zeigt nebeneinander die Blattepidermen der auf ClNa-haltigem und ClNa-freiem Boden erwachsenen Exemplare von *Sonneratia acida*[4]); auch die Versenkung der Stomata unter das Niveau der Epidermisaußenwände kann uns nicht als überraschendes Merkmal der Anpassung erscheinen, nachdem wir früher gehört haben, daß unter den verschiedensten Bedingungen die Epidermiszellen stärkeres Wachstum zeigen als die Schließzellen (s. o. S. 252). —

Schließlich ist noch auf eine Paravariante hinzuweisen, die im Bau der reproduktiven Organe sich ausdrückt: die kleistogamen Blüten sind, wie GÖBEL und RITZEROW u. a. gezeigt haben, unfraglich Hemmungsbildungen, die sich durch Ernährungsstörungen verschiedener Art hervorrufen lassen[5]); mehr oder minder starke Hypoplasie spricht sich sowohl in den morphologischen Charakteren der kleistogamen Blüten aus, wie in den

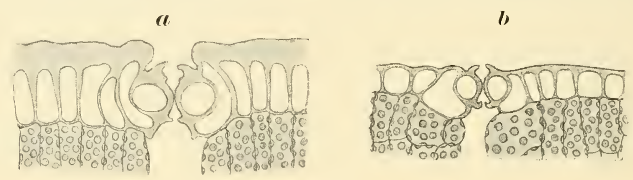


Fig. 209.
Halophile Paravariante. *a Sonneratia acida* von Salzboden, *b* von gewöhnlichem Boden. Nach SCHIMPER.

histologischen (s. o. S. 230). An dieser Deutung der kleistogamen Blüten als Hypoplasie kann es nichts ändern, wenn sich herausstellt, daß die kleistogamen Blüten in vielen Fällen ebenso bedeutungsvolle Glieder des Pflanzenkörpers sind wie die chasmogamen Blüten, oder gar die kleistogamen Blüten unter bestimmten Umständen der Fortpflanzung der Arten besser zu dienen imstande sind als die chasmogamen[6]) — ich erinnere an das, was oben über die Leistungsfähigkeit der Schattenblätter zu sagen war. Dieser Nachweis enthält keinesfalls eine Nötigung dazu, in der Entstehung kleistogamer

1) LESAGE, s. o. S. 359.

2) PETHYBRIDGE, Beiträge zur Kenntnis der Einwirkung der anorganischen Salze auf die Entwicklung und den Bau der Pflanze. Dissertation, Göttingen 1899.

3) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 90; DETTO, a. a. O. 1904, 185.

4) SCHIMPER, A. F. W., Die indo-malayische Strandflora 1891.

5) GÖBEL, Über kleistogame Blüten und die Anpassungstheorien (Biol. Zentralbl. 1904, **24**, 673); RITZEROW, Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten (Flora 1908, **98**, 163). Ferner GLÜCK, Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse 1911, **3**, 612.

6) Vgl. hierzu GÖBEL, a. a. O. 1904; BURCK, Die Mutation als Ursache der Kleistogamie (Rec. trav. bot. néerl. 1904, 1) und LOEW, C., Bemerkungen zu BURCK, Die Mutation usf. (Biol. Zentralbl. 1906, **26**, 129).

Blüten den Ausdruck einer besonderen Anpassungsleistung der Pflanzen zu finden.

* * *

Alle bisher besprochenen Paravarianten sind in DETTOS Sinne als regressive zu bezeichnen. Eine Besprechung der progressiven, d. h. derjenigen Varianten, die dem xerophilen Typus sich nähern und überhaupt durch ein Plus in allen oder einigen histologischen Charakteren gekennzeichnet werden, erübrigt sich; denn wir würden bei ihr dieselbe Reihe von Erscheinungen vorzuführen haben wie bei Besprechung der regressiven Paravarianten, nur gleichsam vom anderen Pol der Reihe her betrachtet. Die regressiven Veränderungen haben wir als Hypoplasien, als den Ausdruck irgendwelcher Entwicklungshemmungen erkannt; fehlen die Hemmungen oder kommen sie in Wegfall, so tritt auch keine Regression in der Ausbildung der histologischen Merkmale ein. Die Erscheinung, daß die Kutikula immer stärker, die Behaarung immer üppiger, die mechanischen Gewebe immer reichlicher und die Differenzierung des Mesophyll immer deutlicher werden, wenn die Trockenheit der Luft und die Intensität des Lichtes zunehmen, kann keine andere finale Bedeutung für sich in Anspruch nehmen, als das entgegengesetzte Phänomen. Dem Grad der Intensität, mit welcher bestimmte Faktoren auf die Pflanzen wirken, entspricht der Grad der Ausbildung, welchen die Zellen und Gewebe erreichen, und es wäre Willkür, wollte man einen bestimmten Grad der Ausbildung gleichsam als Normalpunkt verstanden wissen und alles, was in der Richtung zum xerophilen Pol der Paravariantenkette ihn überschreitet, als den Ausdruck einer geheimnisvollen Fähigkeit zu zweckmäßiger Anpassung betrachten. Daher kann ich auch denjenigen Fällen progressiver Veränderung keine andere Bedeutung als den bisher besprochenen beimessen, in welchen die Pflanzenorgane einen höheren Grad der Gewebeausbildung erreichen, als es ihnen unter denjenigen Bedingungen erreichbar zu sein pflegt, die wir normale nennen, in welchen z. B. die Blätter typischer Schattenpflanzen wie *Asarum*[1]) bei hinreichend intensiver Belichtung Sonnenblattstruktur annehmen, oder wenn Pflanzen, die in der Ebene heimisch sind, in alpinem Klima unter dem Einfluß der kräftigeren Insolation ihre Mesophyllstruktur progressiv ausbilden.

* * *

Neben Paravarianten, deren Eintreten von den in der Außenwelt verwirklichten Bedingungen abhängt, gibt es andere, über deren Erscheinen innere, d. h. im Organismus selbst liegende Bedingungen entscheiden — ich meine die Paravariante J u g e n d- und F o l g e f o r m. Histologisch betrachtet, pflegt sich die Jugend- von der Folgeform mehr oder minder auffällig dadurch zu unterscheiden, daß jene die regressive, diese die progressive Modifikation darstellt: die Jugendform wiederholt gewöhnlich die von uns so oft wiedergefundenen Charaktere der Gewebshypoplasie; in ihrer geringeren Gewebedifferenzierung sehen wir eine Hemmungserscheinung, nicht eine Anpassung an die Außenbedingungen, die während der Jugendzeit der Pflanzen verwirklicht zu sein pflegen[2]). Mit dieser Auffassung stimmt

1) KRATZMANN, Sonnen- und Schattenblätter bei *Asarum europaeum* L. (Österr. bot. Zeitschr. 1914, **64**, 169).

2) Vgl. z. B. GÖBEL, Organographie, 1. Aufl. 1898, 123.

es durchaus überein, daß bei Hemmung der Entwicklung durch schädigende Einflüsse, durch traumatische Eingriffe[1]), durch Parasiten[2]) usw. an vielen Pflanzen die Jugendform experimentell hervorgerufen werden kann. Mit den Organformen der letzteren erscheinen dann auch im „ontogenetischen Rückschlag“ die histologischen Charaktere, die jene kennzeichnen.

Im allgemeinen sind in jugendlichen Pflanzenindividuen Kombinationen von inneren Bedingungen verwirklicht, welche die regressive Ausbildung vieler Charaktere veranlassen. Der Fall ist aber auch vorstellbar, daß die Folgeform unter hemmenden inneren Bedingungen sich entwickelt und der Verlauf der Ontogenese eines Individuums einer Regression gleichkommt, so daß ontogenetische Rückschläge als progressive Metamorphosen zu bewerten sind.

Im Anschluß an Detto möchte ich in diesem Zusammenhang noch auf die Beobachtungen Costantins hinweisen, der an oberirdischen Sprossen, die er im Experiment zu hypogäischer Entwicklung nötigte, endodermisartige Korkzellen erscheinen sah, d. h. Struktureigentümlichkeiten, die normalerweise nur an Wurzeln und Rhizomen gefunden werden[3]). Da Endodermen vielfach auch bei oberirdischen Stengeln vorkommen, ist einerseits die ökologische Bedeutung schon an sich unsicher, andererseits wird es durch jenen Befund um so wahrscheinlicher, daß es sich bei jenen progressiven Paravarianten um Rückschläge handelt und nicht um „Anpassungen“ (Detto[4]).

6. Funktionelle Anpassung.

Funktionelle Anpassung ist die Anpassung von Organismen, Organen, Geweben oder Zellen an irgendeine Funktion; sie erfolgt beim Ausüben der Funktion und macht die sich anpassenden Teile für ihre Funktionen tauglicher. Der Begriff der funktionellen Anpassung ist von Roux aufgestellt und von ihm und anderen an zahlreichen, der Anatomie der Tiere entnommenen Beispielen erläutert worden[5]). Wird die funktionelle Anpassung durch Zellenvermehrung vermittelt, so liegt Aktivitätshyperplasie (Virchow) vor[6]).

Sind auch die Gewebe der Pflanzen zu funktioneller Anpassung befähigt?

Um die Fähigkeit bestimmter Gewebe zu funktioneller Anpassung prüfen zu können, wird es nötig sein, sie zu gesteigerter Tätigkeit zu bringen. Diese Forderung ist keineswegs immer leicht zu erfüllen: Assimilationsgewebe zu gesteigerter Assimilationstätigkeit zu „zwingen“, wird schwerlich an-

1) Beyerinck, L. Beissners Untersuchungen bezügl. der *Retinispora*-Fragen (Bot. Zeitg. 1890, **48**, 517).

2) Küster, Gallen der Pflanzen 1911, 266 ff.

3) Costantin, Rech. sur l'infl. qu'exerce le milieu sur la struct. des racines (Ann. sc. nat. bot. 1885, sér. 7, **1**, 135); Schwendener, Über den gegenwärtigen Stand der Deszendenzlehre in der Botanik (Naturwiss. Wochenschr. 1902, **18**, N. F., **2**, 121).

4) Detto, a. a. O. 1904, 161, 182.

5) Vgl. namentlich Roux, Über die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe (Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1879, **13**); Ges. Abhandl. 1895, **1**, 128; Zusammenfassung bei Levy, O., Funktionelle Anpassung (Handwörterbuch d. Naturwiss. 1913, **4**, 420).

6) Küster, 1. Aufl. 1903, 141.

gehen; ebensowenig werden sich die Durchlüftungsgewebe, die Sekretions-, Speicher-, die Bewegungsgewebe usw. in einer für unsere Fragestellung geeigneten Weise zu übernormal lebhafter Tätigkeit bringen lassen. Günstiger liegen die Verhältnisse bei der mechanischen Beanspruchung der Pflanzengewebe, die wir leicht über das Normalmaß hinaus steigern können, und bei den Leitbündeln, durch die wir größere Stoff- und Wassermassen fließen lassen können, als unter normalen Umständen der Fall ist.

Weiterhin ist zu erwägen, daß nicht bei allen Geweben sich leicht wird entscheiden lassen, ob sie durch irgendwelche Veränderungen, die sie infolge veränderter Inanspruchnahme durchmachen, zur Erledigung bestimmter Funktionen wirklich tauglicher werden.

Schließlich ist daran zu erinnern, daß manche Zellen- und Gewebeformen erst dann ihre spezifischen Funktionen ausüben, wenn sie tot sind; gesteigerte Inanspruchnahme wird bei ihnen naturgemäß keine Anpassung mehr hervorrufen können. —

Nähere Prüfung erfordern, wie wir bereits sahen, die mechanischen und die leitenden Gewebe.

Daß die mechanischen Gewebe durch mechanische Inanspruchnahme in der Entwicklung gefördert werden können, haben wir oben (s. Mechanomorphosen) zu erörtern gehabt. Die Zahl der Pflanzen, bei welchen eine Förderung der mechanischen Gewebe durch longitudinalen Zug hervorgerufen werden konnte, ist allerdings sehr gering gegenüber der Zahl derjenigen, die nicht zu entsprechender Gewebeverstärkung gebracht werden können, und auch bei jenen wenigen sind die durch gesteigerte Inanspruchnahme erzeugten Verstärkungen sehr bescheiden. Anders steht es bei kamptotrophischen und den ihnen vergleichbaren Gewebeveränderungen, welchen weite Verbreitung zukommt, und welche bestimmte, mechanisch besonders stark in Anspruch genommene Gewebe durch Verdickung der Wände und andere Veränderungen besonders leistungsfähig werden lassen.

Genaue Untersuchungen liegen für die mechanischen Eigenschaften des Weiß- und Rotholzes vor.

Das auf der Zugseite plagiotroper Äste liegende Weißholz besitzt, wie Sonntag gezeigt hat, eine doppelt so große Zugfestigkeit wie das Rotholz der Druckseite; andererseits ist dieses druckfester als das Weißholz[1]). Ihre physikalischen Qualitäten entsprechen also den an die beiden Holzformen gestellten Ansprüchen. Natürlich fehlt jeder Anlaß, die von Jaccard beschriebenen und andere Rotholzanomalien (s. o. S. 397) als zweckmäßige Bildungen zu betrachten.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit darauf hinweisen, daß Zunahme in der Tragfähigkeit irgendwelcher Pflanzenteile vielleicht auch auf andere Weise als durch Vermehrung der mechanischen Elemente oder durch Dickenwachstum der einzelnen zustande kommen kann. Bekanntlich können durch die mechanische Inanspruchnahme an sich schon die Kohäsionsverhältnisse innerhalb der gedehnten Körper wesentlich verändert werden[2]). Es scheint nicht ausgeschlossen, daß auch die spezifischen Kohäsionsverhältnisse der Zellulosehäute durch mechanische Inanspruchnahme im Sinne erhöhter

1) Sonntag, Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, **39**, 71).

2) Vgl. z. B. Villari, Über die Elastizität des Kautschuks (Poggendorfs Annalen d. Phys. u. Chemie 1871, **143**).

mechanischer Leistungsfähigkeit verändert und durch Kraftwirkungen ähnliche Resultate gezeitigt werden wie in den soeben erwähnten Fällen durch funktionelle Anpassung.

Über die Veränderung der leitenden Gewebe in denjenigen Organen, deren Gefäßbündel von einem lebhafteren Strom durchflossen werden als unter normalen Verhältnissen, haben wir bei Besprechung der Trophomorphosen berichtet.

Hinsichtlich der Wasserleitung ist zu sagen, daß durch sie und für sie tote Anteile des Bündelgewebes in Anspruch genommen werden; die Veränderung in den abnorm in Anspruch genommenen Bündeln erfolgt nicht in der Weise, daß die Gefäße selbst, durch welche, wie sich annehmen läßt, ein besonders lebhafter Transpirationsstrom fließt, leistungsfähiger werden, sondern daß ein in der Nähe jener Gefäße liegendes meristematisches Gewebe zur Neuproduktion entsprechender Elemente angeregt wird[1]).

Gleichviel welche Erweiterungen man den Begriffen der funktionellen Anpassung oder der Aktivitätshyperplasie hiernach geben will, so bleibt die Berechtigung ihrer Anwendbarkeit auf die von DE VRIES, VÖCHTING und WINKLER u. a. studierten Leitbündelverstärkungen doch deswegen zweifelhaft, weil der determinierende Einfluß der gesteigerten Funktion noch nicht als erwiesen betrachtet werden kann; wir haben früher gesehen, daß analoge Gefäßbündelverstärkungen auch da auftreten, wo von einer Steigerung der Inanspruchnahme nicht wohl gesprochen werden kann s. o. Fig. 164); daher muß es fraglich scheinen, ob in denjenigen Fällen, in welchen gesteigerte Inanspruchnahme sicher oder doch wenigstens als möglich in Betracht zu ziehen ist, eben diese das wirksame Agens darstellt. Es fehlt nicht an Fällen, in welchen man — überzeugt von den stets zweckmäßigen Reaktionsweisen der Organismen — erst von der Verstärkung der Leitbündel auf gesteigerte Inanspruchnahme geschlossen hat.

Für die finale Bewertung sind freilich diese ätiologischen Distinktionen belanglos: es kann nicht zweifelhaft sein, daß die vom Kambium gelieferten Neubildungen in denjenigen Fällen, in welchen eine Mehrleistung den Gefäßbündeln zugemutet wird, ebenso zweckmäßig wie sie nutzlos für diejenigen Organe sind, deren Leistungen unverändert oder doch unerhöht bleiben. —

Noch einige Worte über die Frage, ob mechanische Inanspruchnahme auf die Gruppierung der verschiedenen Gewebeformen eines Organs im Sinne zweckmäßiger Umgestaltung Einfluß hat.

Wir sprachen oben bereits von den Veränderungen, welche die submerse Lebensweise bei *Cardamine* hervorruft, und die nach SCHENCK die Sprosse zugfester machen sollen, indem die Leitbündelstränge nach der Mitte der Achse zu verschoben werden. Von einer zweckmäßigen Umgestaltung oder gar von einer funktionellen Anpassung, die unter dem Einfluß gesteigerter Inanspruchnahme erfolgt, kann aber nicht die Rede sein, wie wir vorhin bereits auseinander gesetzt haben[2]) (s. o. S. 414).

Ebenso steht es um WILDTS Versuchsergebnisse. WILDT[3]) gelang es,

---

1) Vgl. WINKLER, Über die Umwandlung des Blattstieles zum Stengel (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, **45**, 1, 78).

2) KÜSTER, 1. Aufl. 1903, 52.

3) WILDT, Über die experimentelle Erzeugung von Festigungselementen in Wurzeln und deren Ausbildung in verschiedenen Nährböden. Dissertation, Bonn 1906.

durch mechanischen Zug „Ernährungswurzeln", d. h. solche, welche durch den Besitz eines Markes und eines unregelmäßig geformten Zentralzylinders ausgezeichnet sind, in „Befestigungswurzeln", d. h. in marklose und mit runder Stele ausgestattete zu verwandeln, und kam zu der Meinung, daß durch die mechanische Inanspruchnahme „möglichst zugfeste Konstruktionen mit zentripetaler Tendenz" entstehen. Nicht anders als bei SCHENCKS submersen Exemplaren von *Cardamine* handelt es sich auch bei den sogenannten Befestigungswurzeln um Hemmungsbildungen, die nach FLASKÄMPERS Untersuchungen[1]) keineswegs durch besondere Zugfestigkeit ausgezeichnet sind, andererseits durch verschiedene Ernährungsstörungen ebenso hervorgerufen werden können wie durch mechanischen Zug.

Die Auffassung, daß unter abnormen Umständen die Entwicklung bestimmter Gewebsformen unterbleibt, weil für sie kein Bedürfnis besteht, und ihre Nichtbildung als Materialersparnis für die Pflanze vorteilhaft ist, hat in der pflanzenpathologischen Literatur mehr als einen Verfechter gefunden. Daß Pflanzen, die abnormerweise sich submers entwickeln und vom umgebenden Medium getragen keine mechanischen Gewebe entwickeln, wird nach dem, was wir schon in verschiedenen Zusammenhängen über die hemmende Wirkung der submersen Lebensweise auf die Ausbildung der verschiedenartigsten Gewebeformen zu sagen hatten, nicht als Reaktion auf die verminderte mechanische Inanspruchnahme gelten dürfen, denn wir wissen, daß die Ausbildung der mechanischen Gewebe auch dann unterbleibt, wenn die Außenbedingungen sie keineswegs überflüssig machen, oder das umgebende Medium durch seine physikalischen Eigenschaften die Leistung jener Gewebeformen gleichsam übernimmt. Der Ansicht, daß die Hemmung in der Entwicklung überflüssig gewordener Gewebeformen als Materialersparnis für den Organismus wertvoll werden könnte, liegt eine anthropomorphistische Vorstellung zugrunde.

Wenn ein Organ einer Pflanze die Funktionen eines anderen übernimmt, so „vikariert" jenes für dieses. Der Wechsel in der Funktion wird kenntlich und wird erschlossen aus Änderungen in der Struktur der betreffenden Organe. Handelte es sich bei der Behandlung der Aktivitätshyperplasien darum, Beziehungen zwischen quantitativen Änderungen in den Leistungen der Pflanzenorgane und ihrem anatomischen Aufbau nachzugehen, so führen die „vikarierenden" Organe zu der Frage nach der Beeinflussung der Gewebe durch qualitative Änderungen ihrer Leistungen. Selbstverständlich läßt sich zwischen Fällen der einen und der anderen Art keine scharfe Grenze ziehen.

VÖCHTING hat eine eingehende Studie über vikarierende Organe veröffentlicht[2]), die über die formale Wandelbarkeit einer stattlichen Zahl höherer Gewächse überraschenden Aufschluß gibt.

Bei der ersten Gruppe seiner Versuche handelte es sich darum, daß „einem zwar schon ausgebildeten, aber noch wachstumsfähigen Organ, das unter normalen Verhältnissen eine bestimmte Aufgabe im Haushalt

1) FLASKÄMPER, Untersuchungen über die Abhängigkeit der Gefäß- und Sklerenchymbildung von äußeren Faktoren nebst einigen Bemerkungen über die angebliche Heterorrhizie bei Dikotylen (Flora 1910, **101**, 181).

2) VÖCHTING, Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot. 1899, **34**, 1); über den Terminus vikarierender Organe, a. a. O.

der Pflanze erfüllt, und den dieser Aufgabe entsprechenden besonderen Bau hat, eine seiner Natur mehr oder weniger fremde Funktion" übertragen wurde. Indem Knollen von *Dahlia*, *Solanum tuberosum* oder *Oxalis crassicaulis* in den Grundstock der Pflanze eingeschaltet wurden, zwang sie der Experimentator, neue Funktionen zu erfüllen: sie hatten nunmehr die Leitung von Nährstoffen aller Art zu übernehmen und überdies das Pflanzengebilde stützen zu helfen.

Beiden neuen Aufgaben werden, wie Vöchting auseinandersetzt, die von ihm untersuchten Gewächse gerecht: der ersten dadurch, „daß sie entweder, wie die *Dahlia*, die verschiedenen leitenden Elemente des Gefäß- und Siebteiles bloß verstärkten, ohne neue Zellenformen zu bilden, oder daß sie zu den vorhandenen Elementen neue Formen erzeugten, die in normalem Zustande nicht vorhanden sind, so die Knollen der Kartoffel und der *Oxalis*. Um die zweite Aufgabe zu erfüllen, bildeten die Organe mechanische Zellen, die den beiden zuletzt genannten Knollen unter gewöhnlichen Verhältnissen gänzlich fremd sind, und in denen der *Dahlia* nur an bestimmten Orten und in relativ geringer Masse entstehen"[1]).

Was die zuerst genannten Veränderungen betrifft, so handelt es sich bei ihnen um die bei Behandlung der Trophomorphosen wiederholt erwähnten Bildungen, d. h. um die Betätigung von Kambien, die unter normalen Umständen nicht zur Entwicklung kommen, und um Lieferung von typisch zusammengesetzten Leitbündelanteilen zu den bereits vorhandenen primären.

Bei der zweiten Gruppe von Fällen wird ein Organismus oder der Teil eines solchen verhindert, „ein für den Haushalt notwendiges und wichtiges Organ zu bilden. Die Folge davon ist, daß nunmehr ein Organ neu erzeugt wird, welches die Aufgabe des fehlenden Gliedes vikarierend übernimmt". Es handelt sich bei den von Vöchting beschriebenen Organumwandlungen stets um Knollenbildung: aus Internodien, aus Rhizomen, aus Blattstielen, aus Wurzeln läßt Vöchting Knollen hervorgehen, d. h. der Kugelform sich nähernde, parenchymreiche Speicherorgane.

Bei der Beurteilung dieser neuen Produkte darf nicht außer acht gelassen werden, daß immer nur gerade diejenigen Gebilde neu erzeugt werden, die durch Mangel an Gewebedifferenzierung ausgezeichnet sind, und deren histologischer Aufbau in erster Linie durch denselben Parenchymreichtum gekennzeichnet wird, der bei abnormen Geweben der verschiedensten Art sich wiederholt (s. o. S. 282).

Die Beschreibung, die Vöchting von der Umwandlung eines Laubsproßinternodiums von *Boussingaultia baselloides* in eine Knolle gibt — lebhafte Teilung der Markzellen, Sprengung des Bastringes, Verschiebung der Gefäßbündel nach der Peripherie zu, lebhafte Teilung der Kambiumzellen, Neubildung von Gefäßbündeln[2]) — paßt in allen wesentlichen Zügen auf die Histogenese einer im Mark sich entwickelnden Stengelgalle, etwa der von *Aulacidea hieracii* (auf *Hieracium*) oder ähnlichen — nur daß bei den Knollen die spezifischen Gewebequalitäten prosoplasmatischer Gallen fehlen, und die für alle kataplasmatischen Produkte charakteristischen Massen undifferenzierten Parenchyms vorherrschen.

---

1) Vöchting, a. a. O. 1899, 77, 78.
2) Vöchting, a. a. O. 1899, 45.

Vöchtings Befunde sind für die experimentelle Morphologie und Anatomie der Pflanzen von größtem Interesse, aber eine Stütze für die Lehre von der „inneren Selbststeuerung" der Organismen oder das „teleologische Kausalgesetz" Pflügers vermag ich in ihnen nicht zu erkennen. Es ist nichts davon bekannt, daß Wurzeln die Funktion von Achsen oder Blättern übernehmen und dabei histologisch sich diesen ähnlich machen können; ebensowenig wie Blätter Wurzelstruktur oder Achsen typische Blätterstrukturen dann produzieren, wenn nach Resektion „Bedürfnis" für derartige Umwandlungen vorzuliegen scheinen könnte. Solange die Fähigkeit der Pflanzen zur Selbststeuerung nicht über die Produktion von Geweben hinausgeht, die an Pflanzen der verschiedensten Art unter dem Einfluß der mannigfaltigsten Wachstumsstörungen gebildet werden, darf meines Erachtens dem Auftreten vikarierender Organe nicht die von Vöchting verteidigte Bedeutung beigemessen werden. Dazu kommt, daß die von Vöchting studierten abnormen Bildungen durch ihre histologischen Eigenschaften doch nur unvollkommen tauglich für die neuen Funktionen werden — ich erinnere an den geringen Grad der Festigkeit, den Vöchting bei manchen vikarierenden Organen beobachtet zu haben scheint[1]) — und andererseits auch unzweifelhaft zwecklose Bildungen nicht fehlen — das lehrt die Bildung von Speicherorganen an vegetationspunktlosen Sproßstücken (*Oxalis crassicaulis*).

Andererseits soll selbstverständlich nicht bezweifelt werden, daß unter Umständen die Speicherparenchymbildung für die Pflanze oder den Pflanzenteil, an dem sie erfolgt, von großem Vorteil werden kann. Ob und inwieweit die von Vöchting studierten Zweige und Zweigabschnitte, welche Knollen gebildet haben, einen Vorteil haben gegenüber denjenigen, an welchen die Knollenbildung zu unterdrücken gelingt, ist eine noch offene Frage.

Der Weg, der uns zum kausalen Verständnis der von Vöchting studierten abnormen Knollenbildungen als Trophomorphosen führt, ist von demselben Forscher bereits gewiesen worden[2]).

7. Gallen.

Auch an denjenigen, der nach finalen Gesichtspunkten die pathologischen Gewebebildungen des Pflanzenkörpers zu beurteilen versucht, stellen die Gallen und zumal die komplizierten prosoplasmatischen Formen eine Fülle schwer beantwortbarer Fragen.

Die Gallen haben in der ökologischen Problemen sich widmenden biologischen Literatur verdientermaßen stets einen ausgezeichneten Platz in Anspruch genommen, da es sich bei ihnen um Gebilde handelt, die

---

1) Geringe Biegungsfestigkeit bei den vikarierenden Knollen von *Dahlia* vgl. Vöchting, a. a, O. 1899, 30.

2) Vöchtings Art, aus dem histologischen Bau eines Organs auf dessen Funktion und die an dieses gestellten Anforderungen zu schließen, vermag ich nicht anzuerkennen; Vöchting schließt z. B. aus dem Auftreten von Holzzellgruppen, „daß die Organe erhöhten mechanischen Anforderungen zu entsprechen hatten" (a. a. O. 31), und aus dem Ausbleiben einer Gewebeform gehe hervor, daß das Organ ihrer nicht bedarf (S. 46). Vöchting setzt also ein zweckmäßiges Reagieren des Organismus als selbstverständlich oder als bewiesen voraus, und hält es für wahrscheinlich, daß gewisse Elemente „nur nach dem vorhandenen Bedürfnis gebildet würden, nicht aber darüber hinaus" (S. 32).

zweifellos zweckmäßigen Bau aufweisen, die aber mit diesem nicht die Pflanze, die jene zweckmäßigen Formen und Strukturen schafft, sondern ihre Parasiten, ihre „Feinde", fördert. Für den Wirt vielmehr bedeutet die Gallenbildung in sehr zahlreichen Fällen einen beträchtlichen Stoffverlust, eine Schädigung, durch die ihm die Produkte vieler Blätter und ganzer Sproßabschnitte entzogen werden, und die ihn, wie wir von den Wirkungen der *Phylloxera* oder des *Myzoxylus laniger* wissen, völlig ruinieren kann. Alle Versuche, die Phänomene der Zezidogenese für die Theorie zu retten und darzutun, daß letzten Endes doch auch die Gallenbildungen „zweckmäßige" Abwehrreaktionen des infizierten Organismus darstellen, sind als mißlungen zu betrachten[1]. —

Unzweifelhaft haben die Gallen sehr viele Eigenschaften, die für Leben und Entwicklung der Zezidozoen von sehr großer, oft ausschlaggebender Bedeutung sind. Das stoffreiche Parenchym, das die Larvenhöhle zu umgeben pflegt, nährt den Parasiten, der mechanische Mantel macht die Gallen fest, besondere Gewebestrukturen lassen zur Zeit der Reife Ausgangspforten für den Bewohner der Galle entstehen usw. Die Gallen sind überhaupt die Voraussetzung für die Entwicklung sehr vieler Milben- und Insektenarten.

Diese und ähnliche Betrachtungen dürfen aber nicht dazu führen, von allen Einzelheiten, welche die Struktur der Gallen erkennen läßt, irgendeine vorteilhafte Wirkung für den gallenproduzierenden Parasiten zu erwarten und unbedingt nach einer in diesem Sinne gehaltenen finalen Deutung aller histologischen Charaktere der Gallen zu streben. Zu was für abenteuerlichen Mutmaßungen manche Gallenforscher durch jenes Streben geführt worden sind, habe ich unlängst in anderem Zusammenhange kritisch auseinandergesetzt[2] und soll hier nicht wiederholt werden.

Vor einer Überschätzung der an den Gallen wahrgenommenen Eigenschaften — namentlich auch der histologischen — für das Leben und die Entwicklung der Gallentiere wird uns einerseits die vergleichende Betrachtung der pathologischen Gewebe bewahren, die uns die Übereinstimmung vieler die Gallen kennzeichnenden Charaktere mit den Merkmalen pathologischer Gewebebildungen anderer Provenienz lehrt — andererseits die Beachtung der „fakultativen Gallen". Namentlich durch MOLLIARD[3] sind wir darüber aufgeklärt worden, daß manche Gallentiere zuweilen auf ihrer Wirtspflanze ihren Entwicklungsgang durchmachen, auch ohne Gallen zu erzeugen; auch ohne die Wirkung, die der komplizierte Apparat einer Galle auf die Parasiten hat, können sich diese also entwickeln. Die Zahl der

---

1) In manchen Jahren macht sich die Erscheinung sehr auffällig, daß sich die Gallenwirte einer sehr großen Zahl der gallentragenden Organe entledigen: die Pappelbäume schütten zuweilen in großer Menge die von *Pemphigus*-Arten besiedelten Blätter ab, die Ulmen tun dasselbe nach Infektion durch *Tetraneura ulmi*. Ob diese Schütte den Wirtspflanzen Vorteil bringt, ist schwer zu ermitteln; denn sie erfolgt erst nach Fertigstellung der Gallen und nimmt dem Baum nicht nur den Parasiten, sondern auch eine im Assimilationsdienst stehende Spreite. *Quercus pedunculata* schüttet in manchen Frühjahren tausende von männlichen Infloreszenzen ab, die von *Neuroterus baccarum* besiedelt worden sind, während die gallentragenden Blätter dem Baume erhalten bleiben. Das typische Verhalten der infizierten Infloreszenzachsen war schon oben (S. 390) zu schildern.

2) KÜSTER, Gallen der Pflanzen 1911, 395 ff.

3) MOLLIARD, Une coléoptérocécidie nouvelle sur *Salix caprea*, type de cécidies facultatives (Rev. gén. de bot. 1904, **16**, 91).

Gallen, die bisher als fakultative erkannt worden sind, ist eine geringe; es ist klar, daß gallenlos lebende Zezidozoen leicht übersehen werden, und es muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß die Zahl der fakultativen Gallen eine erheblich größere ist, als bisher nachzuweisen war. —

Wenn wir vorhin sagten, daß die Gallen für den Gallenwirt schädliche oder bestenfalls gleichgültige Gebilde seien, so gilt das für die überwiegende Mehrzahl der Gallen; Ausnahmen, d. h. solche Gallen, die nützlich für den Wirt wirken, sind selten. THOMAS hat sie als Euzezidien zu bezeichnen vorgeschlagen[1]). Die bekanntesten Vertreter dieser Gruppe sind die Gallen, welche *Rhizobium radicicola* an den Wurzeln der Leguminosen erzeugt; ihre Bedeutung für den Wirt ist bekannt. Sollte HILTNERS Auffassung[2]) von dem Charakter der zwischen Wirt und Bakterien bestehenden Symbiose zutreffend sein, so hätten wir in ihr den Fall, daß je nach dem Grad der Virulenz der Bakterien und der Widerstandsfähigkeit des Wirtes die Wirkung der die Wurzeln besiedelnden Mikroorganismen eine verschiedene — eine schädliche bei starker, eine förderliche bei schwacher Virulenz wäre.

* * *

Fassen wir das Ergebnis unserer Prüfungen zusammen, so stellt sich heraus, daß wir keiner Klasse der pathologischen Gewebeformen gegenüber Veranlassung haben, in ihrer Bildung allgemein den Ausdruck der Fähigkeit der Pflanze zu sehen, auf veränderte und womöglich nur im Laboratorium verwirklichte Bedingungen zweckmäßig zu reagieren; es liegt durchaus kein Grund vor, die Unmöglichkeit, für viele pathologische Gewebeformen eine plausible ökologische Deutung zu finden, mit unserer noch unvollkommenen Einsicht in die Physiologie der abnormen Zellen und Gewebe und die unter abnormen Verhältnissen sich einstellenden Bedürfnisse der Pflanze zu erklären und mit der Gewißheit zu rechnen, daß bessere Einsicht in diese Fragen künftige Forscher die Zweckmäßigkeit auch der pathologischen Gewebeformen erkennen lassen wird.

Sehr viele der abnormen Strukturen sind schlechterdings und unter allen Umständen nutzlos oder sogar schädlich für die Pflanzen — vor allem ist das für diejenigen abnormen Strukturen ohne weiteres klar, die zum Tod der Zellen und Gewebe führen oder selbst schon die ersten Phänomene des Absterbens darstellen (s. o. S. 296 ff.). Nutzlos, ja sogar schädlich sind sämtliche hyperhydrischen Gewebe, sehr viele, vielleicht alle Erscheinungen der Wundholzbildung insofern, als bei ihr ein den verschiedensten äußeren Einflüssen gegenüber wenig widerstandsfähiges Gewebematerial entsteht; nutzlos oder schädlich sind viele der oben zusammengestellten qualitativen Wachstums- und Teilungsanomalien, ferner die im ätiologischen Abschnitt des Buches eingehend erörterten Knäuelbildungen, die isolierten Tracheengruppen im Kallus und im Mark; gleichgültig für die Pflanze oder sogar schädlich für sie sind sehr viele Regenerationsprozesse — z. B. die Überproduktion von Vegetationspunkten und Adventivsprossen am Kallus der Baumstümpfe, die mancher von NĚMEC studierten Wurzeln u. ähnl. m. Die Gallen schließlich stellen eine unerhörte Ausgabe von Stoffen dar, die nur den Feinden der Pflanze zugute kommt.

---

1) THOMAS, Die Dipterozezidien von *Vaccinium uliginosum* usw. (Marcellia 1902, **1**, 146).

2) HILTNER in LAFARS Handb. d. techn. Mykol. 1904—1906, **3**, 45.

Zu einer anderen Gruppe würden diejenigen pathologischen Gewebeformen zu vereinigen sein, deren ökologische Bedeutung für den Organismus noch fraglich bleiben muß. Ist die Bildung von Wundkork rings um nekrotische Herde wirklich ein „zweckmäßiger" Abschluß des Lebendigem von dem Toten? Offenbar leiden die Pflanzen keinen Schaden, wenn die Bildung des Wundkorkmantels nur einseitig erfolgt (s. o. S. 113), oder wenn die Verkorkung der neu gebildeten Zellenwände ausbleibt, oder überhaupt keine Zellenproduktion erfolgt; die Bedeutungslosigkeit, in der uns derartige Fälle die Wundkorkbildung erscheinen lassen, mahnt zur Vorsicht in der ökologischen Beurteilung derjenigen Fälle, in welchen mächtige Korkmäntel sich prompt um jeden Nekroseherd entwickeln.

Man hat wiederholt die Zellulosescheiden, die sich um die intrazellular lebenden Hyphen der Ustilagineen und anderer pflanzenparasitischer Pilze bilden, als Schutzscheiden, ihre Bildung als eine zweckmäßige Abwehrmaßregel bezeichnet. Wovor soll die Pflanze durch die Zellulosescheide geschützt werden? Vor den von den Hyphen ausgehenden Stoffen? Solche Wirkung können wir uns aber nicht mit Sicherheit von den Zellulosescheiden versprechen; die Durchlässigkeit der Membranen für sehr viele gelöste Stoffe ist bekannt. Auch ist noch nicht festgestellt worden, daß Wirtszellen, welche Zellulosescheiden entwickeln, sich anders entwickelten als diejenigen Zellen derselben Infektionsstelle, welche die eingedrungenen Hyphen unumscheidet lassen, und die Tatsache, daß auch harmlose Fremdkörper wie totes Pilzmaterial, ja sogar Kristalle, Öltropfen u. a. von Zellulose umscheidet werden können, warnt meines Erachtens auch diejenigen Autoren, welche aus dem Eintreten und Ausbleiben eines Prozesses auf seine Nützlichkeit zu schließen pflegen, vor der voreiligen Beurteilung des von Ustilagineenwirten Geleisteten.

Alle hier angedeuteten Ermittlungen und alle Zweifel werden uns aber nicht verkennen lassen, daß viele abnorme Bildungen des Pflanzenkörpers zweckmäßig für den Gesamtorganismus wirken können — wenigstens wenn bestimmte Voraussetzungen erfüllt sind. Der Kallus ist an sich ein nutzloses Gewebe; in vielen Fällen aber bereitet er die Regeneration der Vegetationspunkte vor. Ohne Kallus ferner vermögen Transplantate nicht anzuheilen — freilich handelt es sich bei diesen Leistungen oft mehr um Vorteile, die bei Pfropfungen und ähnlichen gewaltsamen Manipulationen der Mensch aus den Qualitäten des Kallus zieht als um einen den Pflanzen gesicherten Nutzen.

Die monosymmetrische Ausbildung, die vielen Achsenorganen durch die Einwirkung einseitig angreifender Reize beigebracht wird, kann als zweckmäßige Reaktion angesprochen werden, sobald der Nachweis erbracht werden kann, daß auf beiden Seiten des betreffenden Organs oder doch wenigstens auf einer von ihnen diejenigen Strukturen entstehen, deren Leistungsfähigkeit den veränderten Umständen besser Rechnung trägt als die typische Struktur — ich erinnere an Sonntags Studien, die das Rotholz — wenigstens das unter dem Einfluß mechanischer Inanspruchnahme entstehende (s. o. S. 397) — als zweckmäßige Bildung erkennen lassen. Für analoge dorsiventrale Strukturen anderer Art steht der Nachweis noch aus.

Daß die Fähigkeit, bedingungsweise nützlich zu wirken, bereits für eine ganze Reihe abnormer Gewebeformen erkannt worden ist, haben wir oben wiederholt zu betonen Gelegenheit gefunden. —

Wir haben auf den ersten Seiten des vorliegenden Buches von den Schwierigkeiten gesprochen, die sich einer klaren, befriedigenden Abgrenzung des den Pathologen beschäftigenden Arbeitsgebietes in den Weg stellen; wir fanden keine Definition für die pathologischen oder abnormen Gewebe der Pflanzen, die nicht willkürlich gewirkt und uns irgendwo in Schwierigkeiten gebracht hätte.

Auch bei der ökologischen Beurteilung nehmen die abnormen Gewebe keine wohldefinierbare Sonderstellung irgendwelcher Art ein. Was wir hier für die pathologischen Gewebe zu sagen gehabt haben, gilt im Prinzip auch für die normalen; auch die normalen Organe und Gewebe der Pflanzen sind zweifellos reich an nutzlosen, gleichgültigen Strukturen, und vielleicht fehlen ihnen solche nicht, die für den Gesamtorganismus schädlich sind. Es hieße, einer vorgefaßten Meinung zum Worte verhelfen, wenn man behaupten wollte, daß alle an normalen Pflanzenorganen wahrgenommenen Strukturen irgendeine den Gesamtorganismus und seine Fortpflanzung fördernde Funktion haben „müßten"; ja sogar die Meinung, daß auch nur für die Mehrzahl der Strukturen eine ökologische Erklärung bereits gefunden, und die Beziehung zwischen ihren Hauptfunktionen und den morphologischen Eigentümlichkeiten der Zellen und der Gewebe darzulegen möglich geworden sei, eilt nach meinem Dafürhalten dem wirklichen Stand unserer Kenntnisse von der Physiologie der Zellen und Gewebe und unserer Einsicht in die Bedürfnisse des Gesamtorganismus nur allzu weit voraus.

Ebensowenig wie die entwicklungsmechanische Anatomie der Pflanzenorgane wird auch der final orientierte Zweig der Disziplin bei den Bemühungen um gültige Deutungen an den Ergebnissen der pathologischen Pflanzenanatomie vorübergehen dürfen; die Resultate der letzteren werden dazu beitragen, den um teleologische Deutungen bemühten Forscher zur Vorsicht bei seinen Schlüssen zu mahnen, und manche Auffassung zu berichtigen, die in der physiologisch-anatomischen Literatur Eingang gefunden hat.

Nachträge.

Die lange Frist, die zwischen der Fertigstellung des Manuskriptes und der Beendigung des Druckes verstrichen ist, erklärt es, daß eine nicht geringe Anzahl von Arbeiten, die das Stoffgebiet des vorliegenden Buches betreffen, während seiner Herstellung erschienen oder dem Verfasser zugänglich geworden sind und nicht mehr im Text oder in den Fußnoten berücksichtigt werden konnten. Einige dieser Arbeiten möchte ich im folgenden wenigstens noch nennen:

Brick, Eine Hyazinthe mit rosafarbigen, duftenden Laubblattspitzen und Petalodie bei Tulpen (Jahresber. Gartenbauverein Hamburg usw. 1913/14)).

Figdor, Über die panaschierten und dimorphen Laubblätter einer Kulturform der *Funkia lancifolia* Spreng. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 1914, **123**, Abt. I, 1085).

Grabert, W., Über den Einfluß allseitiger radialer Wachstumshemmung auf die innere Differenzierung des Pflanzenstengels (Dissertation, Halle 1914).

Hessmer, Anatomische Untersuchungen an Sonnen- und Schattenblättern immergrüner Pflanzen (Dissertation, Halle 1914).

Linsbauer, K., Regenerationsstudien (Vers. d. zool.-bot. Ges. Wien 1915, **65**, 176; betrifft Regenerationsvermögen der Sproßvegetationspunkte).

Neger u. Fuchs, Untersuchungen über den Nadelfall der Koniferen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, **55**, 608).

Schnetz, Einfluß des Standortes auf die Ausbildung der Epidermisemergenzen. Eine Beobachtung an *Rosa gallica* L. (Mitteil. bayr. bot. Ges. 1914, **3**, 181; vgl. Bot. Zentralb. 1915, **129**, 21).

Sorauer, Neue Theorie des Gummiflusses (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 1915, **25**, 71; vgl. auch Landwirtsch. Jahrb. 1914, **46**, 253).

Sperlich, Mit starkem Langtriebausschlag verbundenes Ödem am Hauptstamme jugendlicher Topfflanzen von *Pinus longifolia* Roxb. und *canariensis* Ch. Smith und seine Heilung durch vorzeitige Borkebildung (Ber. d. D. bot. Ges. 1915, **33**, 416; betrifft neue Beispiele für Rindenwucherung und Heterochronie).

Vischer, W., Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Jugend- und Folgeformen xerophiler Pflanzen (Flora 1915, **108**, 1).

Zweigelt, Beiträge zur Kenntnis des Saugphänomens der Blattläuse und der Reaktionen der Pflanzenzellen (Zentralbl. f. Bakt. 1914, Abt. II, **42**, 265).

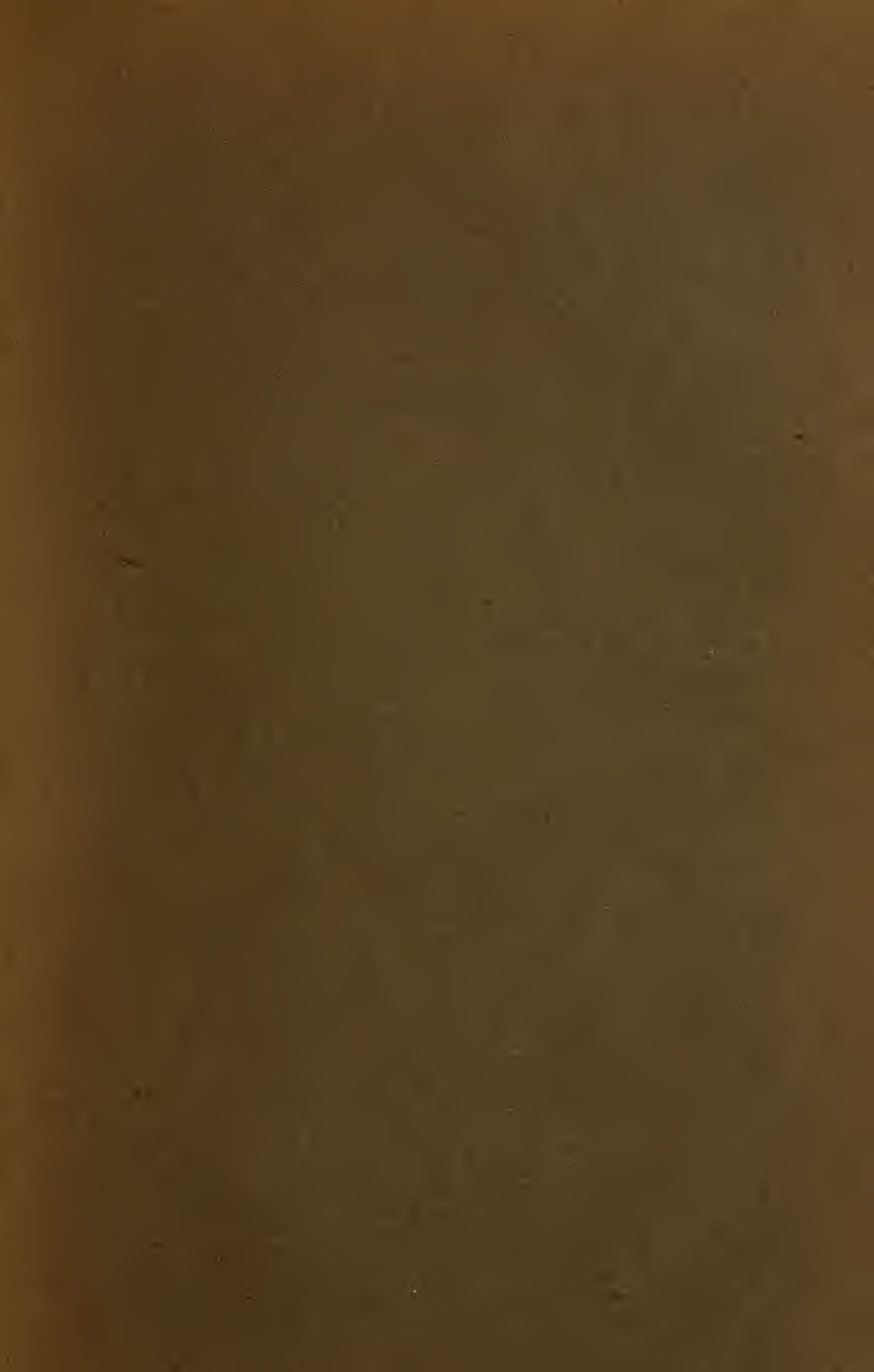
In der Legende zu Fig. 77 ist die Bemerkung nachzutragen, daß *b* eine Zelle eines Haars von *Sicyos angulatus* darstellt.

Bonn, November 1915.

Sach- und Namenregister.

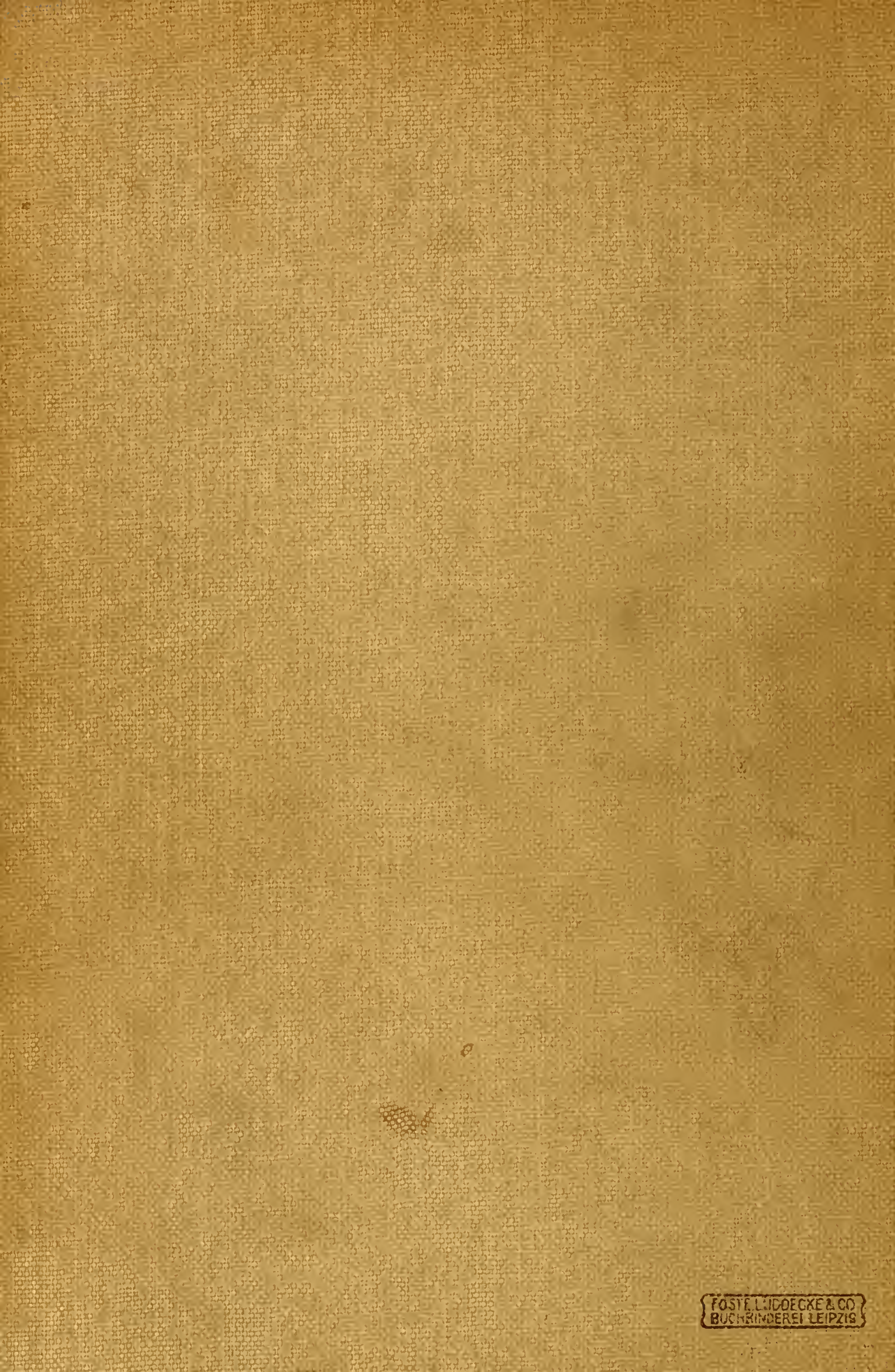
Vorbemerkung: Die deutschen Tier- und Pflanzennamen — auch die deutschen Namen der Familien — sind in nachfolgendem Register nicht genannt. Die Speziesnamen sind fast nur bei Nennung der tierischen Gallenerzeuger berücksichtigt worden.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.








FOSTE LÜDDECKE & CO
BUCHBINDEREI LEIPZIG